

Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung
von *Campodea* (Insecta, Apterygota)

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel

von

MARCUS VON ORELLI

aus Basel

Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung
von *Campodea* (Insecta, Apterygota)

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel

von

MARCUS VON ORELLI

aus Basel



Birkhäuser AG., Basel 1956

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen
Fakultät auf Antrag der
Herren Professoren ED. HANDSCHIN und A. PORTMANN
Basel, den 20. Dezember 1955

L. VONDERSCHMITT
Dekan

Sonderabdruck

Verh. Naturf. Ges. Basel	Band 67	Nr. 3	Seiten 501-574	Basel, 31. 12. 1956
--------------------------	---------	-------	----------------	---------------------

Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung von *Campodea* (Insecta, Apterygota)

von

Marcus von Orelli

Mit 30 Abbildungen und 23 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Einleitung	502
Material und Technik	503
Zuchtergebnisse	507
Spermatophorenübertragung	507
Verhalten des Männchens	507
Verhalten des Weibchens	508
Das Gelege	509
Der Schlüpfakt	511
Das Körperwachstum	514
Larvales Wachstum	516
Postlarvales Wachstum	521
Die Eiablage	533
Der Häutungsakt	535
Alter und Tod	538
Vergleich mit bisher beschriebenen Apterygota	539
Beschreibung der Stadien	540
Allgemeines	540
Die Prolarve	542
Larva neonata	542
Die verschiedenen Stadien	544
<i>Campodea lubbockii</i>	558
Das periodisch gesammelte Material	561
Biologische und ökologische Bemerkungen	569
Der Biotop	569
Der Einfluss des Lichtes	571
Zusammenfassung	572
Literaturverzeichnis	573

EINLEITUNG

Nachdem vor etwas mehr als hundert Jahren WESTWOOD 1842 als erster *Campodea* beschrieben hatte, war es SILVESTRI, der zu Beginn des laufenden Jahrhunderts den Artenreichtum dieser Familie erkannte. Mit ihm sind es etwas später neben WIGODZINSKY vor allem die beiden französischen Autoren DENIS und CONDÉ, die in zahlreichen Arbeiten viele Arten und deren Verbreitung zusammenstellten. Die morphologischen und anatomischen Untersuchungen gehen zurück auf LUBBOCK (1873), GRASSI (1886), NASSANOV (1887), OUDEMANS (1888), WILLEM (1900) und in neuerer Zeit auf MARTEN (1940). Im Jahre 1898 veröffentlichte UZEL seine Arbeit über die embryonale Entwicklung von *Campodea*. Neben einigen Angaben über die Biologie (MARTEN, PAGÉS, WIGODZINSKY) blieb aber ausser wenigen kleineren Bemerkungen verschiedener Autoren (SILVESTRI, CONDÉ) die postembryonale Entwicklung bis heute noch im unklaren.

Arbeiten von SWEETMAN (1937, 1952) über Lepismatiden und von LINDENMANN (1950) über Collembolen haben nun gezeigt, dass die postembryonale Entwicklung dieser Apterygoten von derjenigen der übrigen Insekten stark verschieden ist. Die Entwicklung der geflügelten Insekten ist bekanntlich dadurch definiert, dass auf eine larvale Periode, die eine wechselnde Zahl von Häutungen in sich schliesst, ohne oder nach einer Metamorphose eine Imago als geschlechtsreifes Stadium folgt, die sich fortpflanzt, aber weder wächst noch sich häutet. Die Imago stellt also das definitive Endstadium im Lebenszyklus dieser Formen dar. Sie geht meist nach kürzerer Zeit zugrunde. Die Fortpflanzung fällt nur auf diese letzte Periode. Die Lepismatiden und Collembolen hingegen häuten sich während ihres ganzen Lebens und erreichen die Geschlechtsreife in einem Zeitpunkt, wo das Wachstum noch nicht abgeschlossen ist. Die Fortpflanzung scheint dabei an kein bestimmtes Stadium gebunden zu sein und wiederholt sich mehrmals im Laufe der geschlechtsreifen Periode. Von einer Imago im oben erwähnten Sinne kann hier nicht gesprochen werden.

Auf Anregung von Herrn Prof. E. HANDSCHIN hin, die postembryonale Entwicklung nun auch für einen Vertreter der dritten Gruppe der *Apterygota*, den Dipluren, zu untersuchen, kam diese Arbeit zustande. Ich möchte ihm an dieser Stelle für seine Führung während dieser Arbeit und für die vielen Anregungen meinen herzlichen Dank aussprechen. Herrn Prof. A. PORTMANN bin ich für sein grosses Interesse, das er dieser Arbeit ent-

gegenbrachte und für die Erlaubnis, in der Zoologischen Anstalt arbeiten zu dürfen, zu grösstem Dank verpflichtet. Ferner möchte ich Herrn B. CONDÉ, Nancy, das Bestimmen der in dieser Arbeit untersuchten Campodeen bestens verdanken.

MATERIAL UND TECHNIK

Die in dieser Arbeit untersuchten Campodeen stammen alle aus der Umgebung von Basel. Um ein möglichst einheitliches Material zu erhalten, wurden die verschiedenen Arten immer nur an den gleichen Fundorten gesammelt.

Campodea (C.) silvestrii var. *posterior* SILV. 1946: Münchenstein und Wartenberg (Muttentz), wobei rund 80% aus Münchenstein stammen.

Campodea (C.) rhopalota DENIS 1930: Garten in Basel.

Campodea (C.) remyi DENIS 1930: Wartenberg.

Campodea (C.) lubbockii SILV. 1912: Birswäldchen bei St. Jakob (Basel).

Campodea (C.) fragilis MEINERT 1865: Alter Birslauf und Waldrand bei Duggingen.

Campodea (C.) plusiochaeta SILV. 1912: Alter Birslauf und Waldrand bei Duggingen.

Die Bestimmung der Arten wurde freundlicherweise von Herrn B. CONDÉ übernommen. Tiere anderer Fundorte, die meist in der weiteren Umgebung lagen, wie Kaltbrunnental, Bärschwil, Passwang usw., wurden lediglich zu Vergleichszwecken präpariert. Als Fangwerkzeuge dienten zur Aufnahme der Tiere ein Aspirator und zum Transport eine Glastube. Diese wurde mit feuchten Filterpapierschnitzeln versehen und mit Filterpapier ausgeschlagen, um eine Bildung von Kondenswassertropfen am Glas zu verhindern. In diesem Gefäss konnten es die Tiere ein bis zwei Tage aushalten und ohne jede Beschädigung auf lange Strecken per Fahrrad transportiert werden. Allerdings darf im Sommer eine Temperatur von mehr als 30° C nicht überschritten werden, da sonst die Campodeen zugrunde gehen. Tiere, die später zu mikroskopischen Präparaten verarbeitet werden sollten, wurden in einem Präparatengläschen mit einem Gemisch von 3 Teilen absolutem Alkohol und 1 Teil Eisessig warm übergossen und einige Stunden stehen gelassen. Nachher wurde das Gemisch abgegossen und das Gläschen mit 75% Alkohol wieder aufgefüllt, um bis zur Präparation so aufbewahrt zu werden. Dieses zirka alle 10–14 Tage periodisch gesammelte Material, das dem vierten Teil dieser Arbeit zugrunde liegt, wurde ausnahmslos zu mikroskopischen Präparaten verarbeitet, indem 8–20 Tiere pro Objektträger im Einschlussmittel von FEHLMANN eingebettet wurden. So wird es möglich, jedes einzelne Tier in der Sammlung wieder zu finden. Das

Fehlmannsche Einschlussmittel hat den Vorteil, dass es das Tier aufhellt, so dass es meistens möglich wird, das gleiche Tier sowohl dorsal wie ventral mit stärkster Vergrösserung zu betrachten, wenn es auch das eine Mal durch das Tier selbst hindurch geschehen muss.

Zucht:

An den gleichen Fundorten wurden ebenfalls Tiere für die Zucht gesammelt. Es wurden einerseits Tiere einzeln gehalten, um an diesen die Entwicklung genau beobachten zu können, andererseits ein Pärchen oder mehrere Tiere verschiedenen Geschlechts zusammen, damit eine Vermehrung stattfinden konnte. Es kamen daher Glasschalen verschiedener Grösse zur Anwendung, die alle mit dunkler Walderde ausgestattet waren. In grössern bis zu 10 cm Durchmesser wurden mehrere Tiere gehalten und die Erde entweder nicht festgedrückt, so dass sich die Tiere verkriechen konnten, oder es wurde die festgedrückte Erde mit einigen künstlichen Höhlen versehen, in welche die Eier abgelegt werden sollten. Für das Halten einzelner Tiere sind kleinere Glasgefässe zur Anwendung gekommen mit 3 oder 6 cm Durchmesser, in welchen die Erde stets festgedrückt wurde, damit sich die Tiere nur an der Oberfläche aufhalten konnten. Da in diesen kleinen Schalen die Feuchtigkeit rasch verloren geht, wurden sie auf einem Gestell in ein zugedecktes Aquarium gestellt, das bis zu einem Viertel mit Wasser gefüllt war und so einen primitiven Hydrostaten darstellte. Dieses System hat sich gut bewährt, denn selbst im Sommer war ein Befeuchten der Erde in den Gefässen nur ausnahmsweise nötig. Bei den grössern, frei stehenden Gefässen musste wöchentlich einige Tropfen Wasser zugegeben werden. In 150 verschiedenen Gefässen wurden so für die Dauer von zwei Jahren zirka 300 Campodeen der oben erwähnten Arten gehalten.

Temperatur:

Die Temperatur im Zuchtraum wurde der Aussentemperatur angepasst, und zwar so gut wie möglich derjenigen des Waldbodens. Allerdings war sie im Sommer zeitweise etwas höher (24 statt 20° C) und erreichte im Winter den Gefrierpunkt nie. Dies mag im Gesamtdurchschnitt des Jahres einige wenige Grade mehr ergeben.

Licht:

Die Tiere wurden in einem Zimmer mit verschlossenen Fensterläden gehalten, um eine mögliche Schädigung der Campodeen durch das Licht zu vermeiden.

Nahrung:

Aus der Literatur geht hervor, dass mit grosser Sicherheit *Campodea* als omnivor bezeichnet werden kann. Wenn auch meist nur totes Material pflanzlicher oder tierischer Herkunft in Frage kommt, werden arteigene Tiere manchmal während oder unmittelbar nach deren Häutung angegangen und überwältigt. Auch hat MARTEN beobachtet, dass grössere Tiere Larven der im Humus lebenden Trauermücke *Sciara* mit Erfolg angreifen. Als Futter wurden hier vor allem getötete Tubifex verwendet und als pflanzliches Material dünne Kartoffelscheiben oder Brot. Alles wurde mit gleicher Gier gefressen. Brot- und Tubifexresten mussten aber immer nach kurzer Zeit entfernt werden, da der sich bildende Schimmel zum Verhängnis der Campodeen werden kann, da diese leicht an den klebrigen Pilzfäden hängen bleiben. Trotz reichlichem Futter nehmen die Tiere auch von Zeit zu Zeit von der Walderde auf.

Markierung und Messung:

Da *Campodea* unmittelbar nach der Häutung die Exuvie frisst, ist es unmöglich, an einem ungezeichneten Tier festzustellen, ob es sich gehäutet hat. Während dieser Arbeit wurde vergeblich nach einem Farbstoff gesucht, der den Bedingungen entsprach und zugleich unschädlich für die Tiere war. Wasserlösliche Farben vergingen bald unter dem Einfluss der mit Wasserdampf gesättigten Luft in den Zuchtschalen. Ölfarbe ist ausserordentlich schwierig an die Tiere zu applizieren, da meist der Farbtropfen besser an der Pipette oder der Nadelspitze festhält, als dass er sich auf die feuchte Haut der Campodeen übertragen lässt. Dazu kommt, dass die Tiere infolge des langsamen Trocknens der Ölfarbe oft an der Gefässwand festkleben. Alkohollösliche Farbstoffe waren alle für die Tiere schädlich, da deren Chitinschicht zu zart ist und der Alkohol deshalb in das Innere einzudringen vermag. Als beste Markierung erwies sich noch Tusche, die allerdings der feuchten Luft wie auch der sehr gründlichen «Toilette» der Tiere nicht in einem gewünschten Masse standhalten konnte. Es musste also auf eine solche Markierung verzichtet werden.

MARTEN (1940) beschreibt hingegen in seiner Arbeit eine erstaunlich grosse Regenerationsfähigkeit bei *Campodea*. Diese erstreckt sich auf alle Extremitäten und ist an den Cerei in einem besonders hohen Masse ausgebildet, da diese durch Autotomie abgeworfen werden können. Es wurde nun nach jeder Häutung ein Cercus an der Basis abgetrennt. Mit der nächsten Häutung

fand dann eine fast völlige Regeneration des abgenommenen Teiles statt. Dies gewährleistet somit eine zuverlässige Markierung. Damit das Geschlecht der Tiere jederzeit von blossen Auge festgestellt werden konnte, was vor allem bei der Haltung mehrerer Tiere miteinander wichtig ist, wurde den Männchen stets der rechte, den Weibchen der linke Cercus abgenommen. Kontrolltiere haben gezeigt, dass die Regeneration keinen Einfluss auf die Länge des Häutungsintervalls hat und dass sie nach jeder Häutung stattfindet, wenn auch der regenerierte Cercus etwas kürzer ist. Diese Amputations-Regenerations-Methode wurde dieser Arbeit zugrunde gelegt, obwohl sie auch ihre Nachteile besitzt. Von grossem Nachteil ist, dass es sehr schwierig ist, das Wachstum der Cerci zu verfolgen. Ausserdem regenerieren ganz alte Tiere nicht mehr regelmässig. Auch können sehr tiefe Temperaturen, welche den Stoffwechsel stark herabsetzen, bei ausgewachsenen Tieren eine Regeneration verhindern. Diese beiden Erscheinungen fallen aber nicht allzu stark ins Gewicht, da geschlechtsreife Tiere ihre Exuvie nicht mehr auffressen, so dass diese nach erfolgter Häutung nachgewiesen werden kann.

Neben der Amputation der Cerci wurde jeweils nach den Häutungen die Körperlänge (exklusiv Antennen und Cerci) gemessen. Da das Wachstum bei den Insekten bekanntlich an die Häutungen gebunden ist, wurden Messungen nur nach denselben vorgenommen. Die Tiere wurden zuerst auf eine mit einem Glycerinfilm versehene Glasplatte gebracht, auf der sie leicht festklebten und gemessen werden konnten. Da diese Messungen aber ziemlich grossen Schwankungen unterworfen waren, weil sich die Tiere das eine Mal maximal streckten, das andere Mal aber stark zusammenzogen, was bei grösseren Tieren einen Grössenunterschied von 0,5 mm ausmachen kann, wurde eine zweite Methode dieser vorgezogen. Dabei wird das Tier auf eine saubere Glasplatte gebracht und dann mit Ätherdampf übergossen. Da dieser schwerer ist als Luft, genügt es, die Flaschenöffnung über das Tier zu halten. Nach kurzer heftiger Erregung des Tieres wird es rasch betäubt und erbricht meist unmittelbar vor der Narkose den klebrigen Inhalt des Vorderdarmes. Allzu lange Einwirkung von Äther führt natürlich zum Tode des Tieres, jedoch kann mit einiger Übung leicht eine einminütige Narkose erzielt werden, während welcher das Tier untersucht und gemessen werden kann, ohne dass es dabei Schaden nimmt. Die narkotisierten Tiere nehmen immer eine leicht gestreckte Haltung an und die Grössenschwankungen fallen sozusagen weg. Zum Messen der grossen Tiere wurde eine 10mal vergrössernde Lupe be-

nützt, und mit Hilfe eines Millimeterpapierstreifens konnten sie bis auf einen Zehntelsmillimeter genau gemessen werden. Bei kleineren Tieren wurde die Grösse mit Mikroskop und Messokular festgestellt.

Von den Arten, die in der Zucht ab ovo aufgezogen werden konnten, sind jeweils in jedem Larvenstadium einige Exemplare zu mikroskopischen Präparaten verarbeitet worden, um genau untersucht und gezeichnet werden zu können. Alle diese Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates ausgeführt.

ZUCHTERGEBNISSE

Die Spermatophorenübertragung

Das Verhalten des Männchens. Schon vor einem Jahr beschrieb SCHALLER (1954) das Absetzen der Spermatophore bei *Campodea*. Meine Beobachtungen decken sich mit den seinen, ergänzen sie aber noch in einigen Punkten. Das Verhalten des Männchens konnte bei den Arten *C. lubbockii* und *C. remyi* wiederholt und bei *C. rhopalota* einmal beobachtet werden. Es wurden zwei Tiere verschiedenen Geschlechtes, die lange Zeit isoliert waren, zusammengesperrt. Zeigt das Männchen eine Bereitschaft zum Produzieren von Spermatophoren, nachdem es mit dem Weibchen zusammengetroffen ist, so äussert sich das sofort in einer bestimmten Unruhe. Das Männchen rennt erregt in der Schale herum und setzt schon bald die erste Spermatophore ab. Hierauf beginnt es seinen Lauf von neuem, putzt zwischen hinein seine Antennen und produziert so innerhalb kürzerer Zeit mehrere Spermatophoren. Der Ort des Absetzens scheint ein beliebiger zu sein. Teils werden sie in Gruben, teils an exponierten Stellen auf Holzstückchen, Steinchen oder auf die blossen Erde abgesetzt. Ältere Spermatophoren werden abgebissen, aber sofort wieder ersetzt. Die Beobachtung des eigentlichen Vorganges des Absetzens beruht auf dem glücklichen Zufall, dass zwei der untersuchten Männchen vertikale Wände zum Befestigen der Spermatophore bevorzugten und daher im Profil beobachtet werden konnten. Das scheinbar ziellos herumlaufende Männchen hält plötzlich in seinem Laufe inne, kehrt um und beschreibt, oft mehrmals, eine Achterfigur um einen bestimmten Punkt. Es steht dann plötzlich still und drückt den ersten Urosterniten, der beim Männchen eine charakteristische Behaarung aufweist, auf den Boden (Abb. 1a), macht nachher zwei bis drei Schritte, so dass das achte Sternit auf jenen Punkt zu liegen kommt. Darauf beginnt es das Abdomen rasch ein paarmal

mit senkrecht aufgestellter Geschlechtspapille auf und ab zu bewegen (Abb. 1*b*), um schliesslich die Spermatophore abzusetzen. Während dieses Aktes liegt es ganz ruhig da, mit gerade nach vorn gestreckten Fühlern (Abb. 1*c*). Nur die Cerci vibrieren ganz leicht in vertikaler Richtung. Dies dauert etwa 10–20 Sekunden.

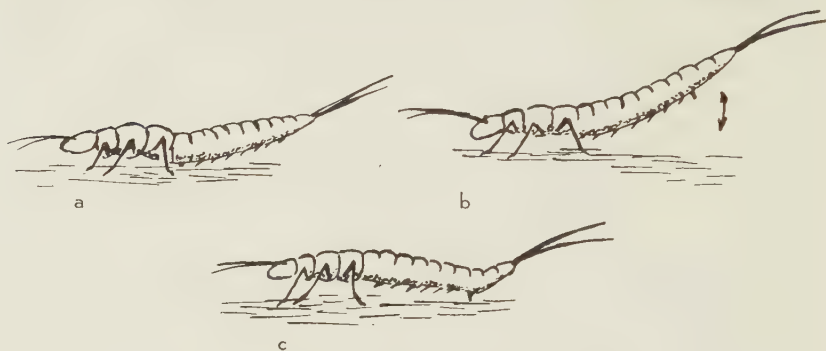


Abb. 1. Das Absetzen der Spermatophore.

Nachher wird das Abdomen elegant abgehoben, und das Tier beginnt seinen Lauf von neuem. Die Spermatophore, die aus einem Kopf und einem kurzen Stielchen besteht, wird mit dem Stielchen voran ausgestossen, so dass dieses nur auf der Unterlage angeklebt zu werden braucht. Das Köpfchen ist milchig weiss und platzt bei der geringsten Berührung. Es besitzt einen Durchmesser von 0,055–0,06 mm; die Länge des Stielchens misst 0,05 mm.

Das Verhalten des Weibchens. Obwohl das Absetzen der Spermatophore durch das Männchen recht häufig hat beobachtet werden können, bleibt es nur bei einer Beobachtung über das Verhalten des Weibchens bei der Aufnahme derselben. Das Weibchen ging viel langsamer in der Zuchtschale herum und tastete mit den Antennen, wie es auch beim Nahrungsuchen geschieht, den Boden ab. Nachdem es eine Spermatophore gefunden hatte, stellte es sich so neben dieselbe, dass das achte Abdominalsegment dicht neben die Spermatophore zu liegen kam. Das Abdomen wurde nun um die Längsachse etwas zur Seite gedreht und das Köpfchen der Spermatophore mit ausgestreckter Geschlechtspapille aufgenommen. Dieser Vorgang ging ziemlich rasch vor sich. Nachher blieb das Weibchen einige Zeit liegen, bevor es sich in seinen Schlupfwinkel zurückzog. Da es sich hier um eine einmalige Beobachtung handelt, kann noch nicht

verallgemeinert werden, da dem individuellen Verhalten, das sich auch bei den Männchen nachweisen liess, noch Rechnung getragen werden muss. Erst weitere Beobachtungen können über das spezifische Verhalten Aufschluss geben. Die Frage, ob ein Weibchen mehrere Spermatophoren aufnimmt, bleibt ebenfalls noch offen.

Das Gelege

Die Eiablage konnte leider nicht beobachtet werden. Sie findet meist in Erdspalten und kleinen unterirdischen Hohlräumen statt. Die Anzahl der Eier pro Gelege schwankt in der Regel zwischen 1 und 10 Stück. Jedoch gibt es auch Weibchen, die grössere Gelege produzieren. Das ganze Gelege hängt an einem Stielchen frei in der Spalte und kommt nirgends mit der Erde in Berührung. Allerdings fand ich auch zwei Gelege von *Campodea remyi*, die im Abstand von einem halben Zentimeter beide aufgestellt waren. Das Stielchen variiert in Länge und Breite und misst bei

	Länge in mm	Breite in mm
<i>C. rhopalota</i>	0,12	0,02
	0,12	0,04
	0,14	0,03
	0,16	0,03
<i>C. lubbockii</i>	0,12	0,04
<i>C. silvestrii</i>	0,10	0,04
<i>posterior</i>	0,16	0,04

Es ist farblos, überall ungefähr gleich dünn, erweitert sich am Ende, wo die Eier befestigt sind, nur ganz wenig, am andern etwas mehr und besteht aus einer durchscheinenden, ziemlich homogenen Masse. Über die ganze Dauer der embryonalen Entwicklung bleibt es sehr elastisch. Es scheint, dass es sich um ein an der Luft rasch festwerdendes Sekret handelt, das zuerst auf die Erde ausgeschieden wird, dort ein kleines Fundament bildet, indem Erdpartikelchen zusammengeklebt werden (Abb. 3) und nachher zu einem Stielchen ausgezogen wird. Am andern Ende wird das zuerst ausgestossene Ei angeklebt, das, wie auch die übrigen Eier, von einem klebrigen Stoff umgeben ist. So werden alle Eier aneinander geklebt. Nach meinen Beobachtungen ist die Stellung der Eier zueinander meist eine beliebige und ist in engen Spalten von der Form derselben abhängig. Nach UZEL (1898) sind die Gelege entsprechend der Eizahl nach einem bestimmten Schema aufgebaut. Die Gelege junger Weibchen weisen eine geringere Anzahl von Eier auf. Zwei noch nicht aus-

gewachsene Weibchen, die zum erstenmal zur Eiablage kamen, legten nur 2 bzw. 3 Eier ab. Grössere Tiere bilden meist Gelege von 6–9 Eiern (Abb. 2).

Die Eier sind kugelförmig und besitzen einen Durchmesser von 0,4–0,42 mm. Die Schale ist dünn und rötlich ocker, glänzend, aber fein granuliert. Ferner ist sie durchscheinend, so dass ältere Stadien der Embryonalentwicklung durch die Schale erkannt werden können, wenn auch nicht in Einzelheiten. Schon äusserlich kann deshalb ein altes Gelege von einem jungen durch die

Abb. 2.

Gelege von *C. rhopalota*. Das weisse Stielchen ist am obersten Ei erkennbar.

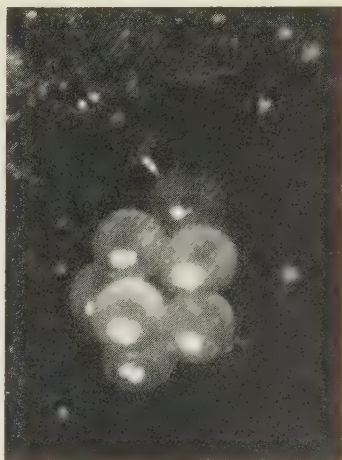


Abb. 3.

Geschlüpftes Gelege. Stielchen links in der Mitte.

Farbe unterschieden werden. Hat der Embryo eine gewisse Grösse erreicht, so scheint sein weisser Körper durch das rötliche Chorion. Ein altes Gelege sieht deshalb etwas heller aus. Die Eier sind sehr trockenheitsempfindlich. Sie schrumpfen an

trockener Luft bereits nach kurzer Zeit. Zufälligerweise konnte ich beobachten, wie ein narkotisiertes Tier ein Ei ausstieß. Dieses trat in ovaler Form aus der Geschlechtsöffnung und war milchig weiss, wie das UZEL für frische Gelege beschrieben hat. Das mitausgeschiedene Sekret ist sehr klebrig und zog bei der Entfernung des Eies von der Geschlechtspapille lange Fäden. Erst nach einigen Stunden dunkelte die Farbe des Chorions ein, und das Ei nahm eine runde Form an.

Eine Brutpflege, wie sie von *Japyx* beschrieben wird, konnte nicht beobachtet werden. Wohl kehrt das Weibchen manchmal zum Gelege zurück, betrillert es mit den Antennen und kann in dessen Nähe liegen bleiben. Dieses Benehmen scheint aber ein zufälliges zu sein. Das Tier benützt diesen Ort wahrscheinlich als günstigen Schlupfwinkel. Dass damit bestimmte Absichten, wie z. B. abfressen von Schimmel, verbunden sind, ist unwahrscheinlich, denn früh schon vom Weibchen isolierte Gelege gingen nie zugrunde, wie dies bei den vom Weibchen verlassenen Eiern von *Japyx* der Fall zu sein scheint¹⁾. Im Gegensatz zu Japygiden und Geophyliden, die während der Brutzeit keine Nahrung aufnehmen, konnten Weibchen von *Campodea* schon kurze Zeit nach der Eiablage beim Fressen beobachtet werden. Ein Graben von Gängen, in denen die Eier abgelegt werden sollten, wie es CALANDRUCCIO (1898) beschrieb, kam nie vor.

Der Schlüpfakt

Über die Dauer der embryonalen Entwicklung kann hier leider nichts Bestimmtes ausgesagt werden, da nur bei vier Gelegen von *Campodea rhopalota* das Datum der Ablage bekannt ist. Bei einem Gelege dauerte sie 12 Tage, bei einer Durchschnittstemperatur von 23° C, bei den drei andern 19 Tage, bei einer Temperatur von 18° bzw. 17° C und 23 Tage bei 16° C. Vier Tage vor dem Ausschlüpfen beginnt der Embryo sich zu bewegen, indem er sich zusammenzieht und sich langsam wieder ausdehnt. Drei Tage vor dem Schlüpfen kann er die Gliedmassen leicht bewegen. Der Embryo bringt das Chorion durch wiederholte Streckbewegungen zum Zerreißen. Der Riss liegt entweder an der Stelle, wo beim Embryo in seiner Lage im Ei der Kopf und das Abdomenende zusammenstossen oder, und das scheint normal zu sein, ungefähr über dem Metathorax quer zur Körperachse. Im letzteren Fall spielt sich das Schlüpfen viel leichter und rascher ab. Durch weitere Streckbewegungen reisst der Riss

¹⁾ Neuerdings konnte ich zwar beobachten, wie ein Weibchen ein mit Erde beschmutztes Gelege mit seinen Mundwerkzeugen reinigte.

auf beiden Seiten weiter. Die Eischalenhälften hängen zuletzt nur noch an einer ganz schmalen Stelle zusammen und rollen in sich zusammen, sobald das Tier ganz ausgeschlüpft ist (Abb. 3 und 5). Das schlüpfende Tier befreit zuerst den Vorder- teil aus dem Chorion und erst später das Abdomen (Abb. 4).

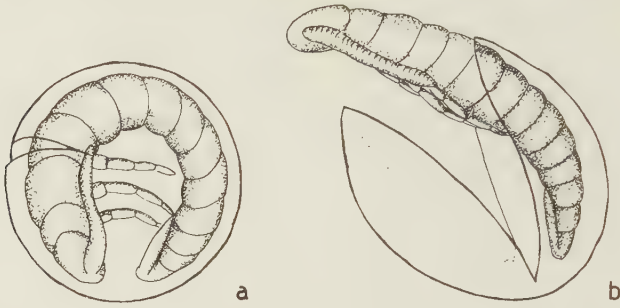


Abb. 4. Schlüpfende Prolarve.

a Riss im Chorion, *b* Mit befreitem Vorderkörper vor Beginn der Häutung.

Beim Schlüpfen arbeitet nur der Rumpf; die Extremitäten bleiben ganz unbeweglich. Während des Schlüpfaktes oder unmittelbar nachher findet bereits eine Häutung statt. Das Aufreissen der Haut in der Gegend des Mesonotums dürfte normalerweise kurz nach dem Aufspringen der Eischale an der entsprechenden Stelle geschehen. Sobald die Prolarve den Vorderteil aus dem Chorion befreit hat, erweitert sich der Thorax deutlich, was wahrscheinlich durch Blutdruck bedingt wird, und fördert so das Weiterreissen der Haut. Das Tier befreit nun zuerst, wie das auch bei den späteren Häutungen der Fall ist, den Kopf mit den Antennen und den Thorax mit den Beinen. Sind die Beine befreit, so beginnen sie sich zu bewegen, um Halt zu suchen und bringen das Tier, das bis jetzt noch durch die Eischale am Abdomen festgehalten, mit dem Vorderkörper frei in die Luft ragte, in eine normale Lage. Erst dann, wenn die Beine in Funktion sind, befreit das Tier sein Abdomen aus der Eischale und meist zugleich noch aus der prolarvalen Haut, die das Abdomen bis dahin noch umgeben haben. Dadurch, dass die Haut an der Eischale kleben bleibt oder durch die sich einrollende Eihaut festgeklemmt wird, was in den meisten von mir beobachteten Fällen der Fall war, und die Eischale ihrerseits am Gelege haften bleibt, wird dem Tier beim Ausschlüpfen aus der Haut der nötige Widerstand geboten. Hat sich das Tier vollständig gehäutet, kehrt es sich um, um die prolarvale Haut aufzufressen

(Abb. 5). Diese bildet somit die erste Nahrung, die durch den Mund aufgenommen wird. Die Larve verlässt dabei oft das am Stielehen hängende Gelege nicht. Durch die heftigen Bewegungen, die das erste schlüpfende Tier eines Geleges beim sich Befreien aus der Schale macht, bringt es oft auch andere Eier zum



Aufspringen. Reisst die Eischale in der oben erwähnten anormalen Weise auf, was nur in zwei Fällen beobachtet wurde, so hat die Prolarve grosse Schwierigkeiten, sich aus dem Chorion zu befreien, da sie durch die Schale in einer gekrümmten Stellung gehalten wird und so weder Kraft noch Möglichkeit hat, den vorderen Teil zu befreien. Auch die Häutung verläuft nicht so reibungslos und erfolgt später unabhängig vom Schlüpfakt.

Abb. 5.

Prolarvale Haut am leeren Chorion.

Wie man dem TRAITÉ DE ZOOLOGIE (Bd. 9) entnehmen kann, gibt es auch unter den geflügelten Insekten Gruppen, die sich unmittelbar nach dem Schlüpfen häuten. CHOPARD beschreibt dort in den von ihm bearbeiteten Familien der *Odonata*, *Blattodea*, *Mantodea*, *Ensifera* und *Acridoidea* eine «larve primaire», die dem schlüpfenden Stadium von *Campodea* entsprechen dürfte. Allerdings scheint bei einigen Familien diesem Stadium bereits eine Funktion zuzukommen, denn CHOPARD schreibt zum Beispiel: «A l'éclosion, les Acridiens se montrent sous une forme larvaire spéciale, larve primaire ou vermiforme, dont le rôle est de permettre au nouveau-né de sortir de l'oothèque et de la terre. Aussitôt parvenue à la surface, cette larve accomplit sa première mue.»

Ferner konnte ich auch eine «larve primaire» bei *Scutigera* und *Geophilus* feststellen. VERHOEFF (1906) nannte dieses Stadium bei den Chilopoden «Foetus». Für diese Arbeit wurde die

abgeänderte Bezeichnung von TILLYARD Prolarve verwendet. Nach Beobachtungen von UZEL wird die embryonale Haut erst einige Zeit nach dem Schlüpfen abgestossen, denn er schreibt: «Mit der embryonalen Cuticula bekleidet verlässt das junge Thier sein Ei und zehrt die erste Zeit hindurch noch von der Nahrungsdottermasse, welche in ihm eingeschlossen ist. Während es im Wachstum fortschreitet, wird zuerst die embryonale Cuticula und dann öfters auch die Chitinbekleidung abgeworfen.» Nach dieser Schilderung ist es fraglich, ob er überhaupt diese embryonale Häutung beobachtet hat.

Die Dauer des Schlüpfaktes beträgt 10–20 Minuten. Das Aufreissen der Eischale geht rasch vor sich. Viel länger braucht das Tier, um den Vorderkörper aus der embryonalen Haut zu befreien. Je tiefer die Temperatur ist und je länger deshalb die embryonale Entwicklung dauert, um so grösser wird die Zeitspanne zwischen dem Ausschlüpfen des ersten und des letzten Tieres eines Geleges. Sie schwankt in meiner Zucht zwischen 3 Stunden bei 23° C und dreissig Stunden bei 16° C.

Die Prolarve ist in ihren Bewegungen durch die eng anliegende Haut stark behindert. Die Extremitäten sind noch ausser Funktion. Lediglich der Rumpf kann sich innerhalb bestimmter Grenzen vorwärts und seitwärts biegen. Sie befindet sich deshalb immer in unmittelbarer Nähe vom Gelege. Die Neonata ist schon viel beweglicher, zeigt aber, sofern sie nicht gestört wird, kein Bedürfnis, herumzugehen. Auch sie bleibt stets in der Nähe des Geleges liegen, und das Bewegen der Cerci ist viel weniger intensiv als in spätern Stadien. Die zweite Larve verlässt meist das Gelege und beginnt in der Zuchtschale herumzugehen und Nahrung zu suchen. Sie unterscheidet sich in ihrem Verhalten nicht mehr von den übrigen Larvenstadien.

Das Körperwachstum

Da das Ziel dieser Arbeit vor allem das Festhalten des post-embryonalen Verhaltens, der Häutungs- und Wachstumsverhältnisse bei *Campodea* war, wurde bewusst die Zucht nicht in einer optimalen Temperatur vorgenommen, sondern es wurde versucht, möglichst jenen Verhältnissen nahe zu kommen, in welchen *Campodea* in freier Natur lebt. Dies war aber nur approximativ möglich. Alle Tiere, ausgenommen die Zuchtnummern 600–603, waren also dem Wechsel der jahreszeitlichen Temperaturen ausgesetzt. Um die Beziehung zwischen Jahreszeit, Wachstum und Häutungsintervall beibehalten zu können, wurde in den Tabellen immer das Datum zur Häutung gesetzt. Es wurde

darauf geachtet, dass alle Tiere denselben Bedingungen ausgesetzt waren, damit innerhalb einer Jahreszeit die einzelnen Tiere miteinander verglichen werden können, seien es Vertreter verschiedener Arten oder ältere Exemplare mit jüngern derselben Art. Die kleinen Feuchtigkeitsschwankungen, denen Tiere ausserhalb des «Hydrostaten» ausgesetzt waren, dürften kaum einen Einfluss auf das Wachstum gehabt haben. Trotz den scheinbar gleichen Bedingungen zeigen die Tiere in ihrem Wachstum ein sehr individuelles Verhalten.

Im folgenden werden Begriffe verwendet, die zuerst noch definiert sein müssen:

Embryo: Unter Embryo wird der Zustand im Ei verstanden.

Prolarve: Es ist die Form, die das Ei verlässt, aber noch von einer embryonalen Hülle umgeben ist. Das Abstreifen dieser Haut wurde nicht als erste Häutung gerechnet, sondern als eine embryonale Häutung aufgefasst. Die erste Häutung liegt zwischen der ersten und zweiten Larve.

Larva neonata: Dieser von SILVESTRI geschaffene Ausdruck wird für das erste Larvenstadium verwendet.

Larve: Obwohl die Jugendformen bei *Campodea* den adulten Tieren gleichen und keine transitorischen Organe besitzen, wurde der Begriff Larve verwendet, da dieser in der Literatur allgemein gebraucht wird und weil noch kein anerkannter Begriff zur Bezeichnung solcher Jugendformen vorhanden ist. Da der Übergang von der unreifen Jugendform zu den geschlechtsreifen Stadien bei der ametabolen Entwicklung ein fließender ist, ist es bei lebenden Tieren in der Zucht wie auch bei Totalpräparaten von gefangenen Tieren nicht möglich, die physiologische Geschlechtsreife festzustellen. Unter den Begriff Larve fallen hier jene Stadien, die noch keine vollentwickelte Geschlechtspapille besitzen und als Männchen die Geschlechtsmerkmale am ersten Urosterniten noch nicht vollständig entwickelt haben, obwohl die vollständige Ausbildung dieser äussern Geschlechtsmerkmale nicht mit dem Eintritt der physiologischen Geschlechtsreife übereinzustimmen braucht.

Maturus: Geschlechtsreifes Tier, das aber noch im Wachstum begriffen ist (postlarvales Wachstum).

Adultus: Maturus, der die volle Grösse erreicht hat, also kein Wachstum mehr zeigt, sich jedoch noch häutet.

Die folgenden Ausführungen gelten, sofern nichts Besonderes erwähnt wird, nur für *Campodea rhopalota* DENIS.

Larvales Wachstum

Die Zeit des eigentlichen Larvenlebens erstreckt sich über 6–7 Häutungen. Die Dauer ist abhängig von der Temperatur. Es ist die Periode stärksten Wachstums. Der Zuwachs pro Häutungsintervall beträgt durchschnittlich 2–3 Zehntelsmillimeter, kann aber 4–5 erreichen. Kein oder nur ein geringer Zuwachs von einem Zehntelsmillimeter erfolgt allerdings bei der ersten Häutung. Tabelle 1 gibt Aufschluss über die Grössenzunahmen und zeigt deutlich die individuellen Schwankungen innerhalb eines Häutungsstadiums. Männchen und Weibchen verzeichnen in den ersten paar Häutungen den gleichen Zuwachs. Erst die folgenden Häutungen zeigen, dass die männliche Wachstumskurve schon früher sich abzuflachen beginnt als die weibliche, so dass schliesslich im 8. Stadium die Weibchen ungefähr um 2 Zehntelsmillimeter grösser sind. Alle drei dargestellten Arten besitzen ähnliches Wachstum, wenn auch jenes von *C. lubbockii* etwas langsamer sein dürfte. Das Stadium der Larva neonata dauert bei 22° C 5–6 Tage. Das folgende Stadium erreicht durchschnittlich eine Länge von 10 Tagen. Die Dauer der übrigen Larvenstadien beträgt bei gleicher Temperatur 13 bis 15 Tage (Tab. 2).

In den ersten drei Larvenstadien sehen männliche und weibliche Tiere gleich aus. Die Geschlechtspapille sowie die sekundären Geschlechtsmerkmale des Männchens fehlen noch vollkommen. Beim Männchen wird meist nach der dritten Häutung die Geschlechtspapille sichtbar. Sie besitzt im Stadium ihres Erscheinens meist erst einen Drittel der endgültigen Grösse, welche sie nach zwei weiteren Häutungen erreicht. Eine, höchstens zwei Häutungen nach dem Auftreten der Papille entstehen beim Männchen am Hinterrande des ersten Urosterniten die Geschlechtshaare. Sie treten zuerst nur vereinzelt auf. Ihre Dichte nimmt mit den folgenden Häutungen zu (Abb. 6). Zuletzt, in der Regel im 6. und frühestens im 5. Larvenstadium, beginnt sich der Beinstummel des ersten abdominalen Sterniten beim Männchen zu deformieren. Die Deformation ist zuerst gering. Sie nimmt meist nach den folgenden beiden Häutungen die endgültige, medianwärts ausgezogene Form an. In diesem Moment ist das Tier den äussern Geschlechtsorganen entsprechend fortpflanzungsfähig. Beim Weibchen tritt die Geschlechtspapille meist eine bis zwei Häutungen später auf und ist zuerst noch unbehaart. Sie erreicht dann nach zwei bis drei weiteren Häutungen das endgültige Aussehen. Bei beiden Geschlechtern fällt

Tabelle 1. Das larvale Wachstum

Stadium	mm	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,9	2,0	2,1	2,2	2,3	2,4	2,5	2,6	2,7	2,8	2,9	3,0	3,1	3,2	3,3	3,4	Anzahl der geschw. Tiere	Durchschnitts- grösse	♂	♀
Art	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I	A	1	2	3	2																				2	6	1,3	1,31
	B	1	2	6	9	1	1																		8	12	1,3	1,29
	C*																											
II	A			3	7																				3	7	1,4	1,4
	B	1	1	1	10	1																			8	12	1,38	1,39
	C			7	4																				7	4	1,4	1,4
III	A																								3	7	1,66	1,65
	B					1	4	2	2	1															8	12	1,67	1,64
	C					7	4																		7	4	1,6	1,6
IV	A																								3	7	1,96	1,97
	B	1	1	1	2	4	1	1	2	4	1														8	12	1,97	1,94
	C					5	3	2	1																7	4	1,84	1,8
V	A																								3	7	2,23	2,31
	B										1	2	3	1	1										8	12	2,3	2,32
	C										4	2	2	1	1										7	4	2,07	2,07
VI	A																								3	7	2,63	2,7
	B											1	1	1	1	1	1	1	2	1					8	12	2,62	2,7
	C											2	3	1	1	2	2								7	4	2,32	2,42
VII	A																								3	7	2,96	2,94
	B												1												8	12	2,85	2,95
	C																								7	4	2,61	2,85
VIII	A																								3	7	3,06	3,27
	B																								8	12	3,0	3,23
	C																								7	4	2,85	3,15

* Grösse der Larva neonata von *C. lubbockii* ist unbekannt.A — *C. silvestrii* var. *posterior*; B = *C. rhopalota*; C = *C. lubbockii*.

Tabelle 2. Länge des Häutungsintervalls von Larven im Sommer bei 20–22° C.
Campodea rhopalota

Stadium	Tage	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	Anzahl der gemessenen Häutungen	Durch- schnitt
I		8	2															10	5,2
II				1	2	2	6	2	2									15	9,8
III						4	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1	20	13,4
IV						2	1	3	2	2	2	3	2	1	1	1		20	13,5
V						2	2	2	2	1	2	3	4	2				20	13,4

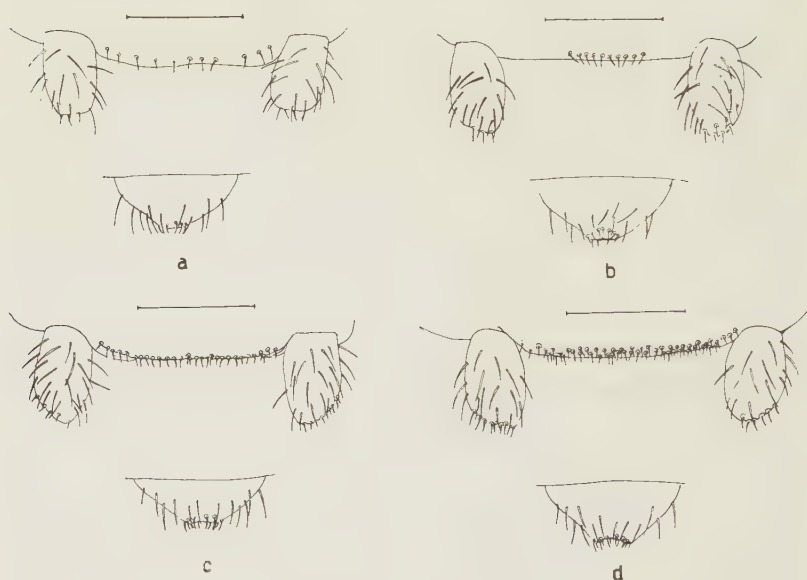


Abb. 6. Hinterrand des Urosterniten I von Männchen der Art *C. silvestrii posterior* mit der entsprechenden Geschlechtspapille. a und b Larve IV, c und d Larve V. Vergleichsgrösse = 1/10 mm.

somit die volle Ausbildung der äussern Organe in das 7. oder 8. Stadium (Tab. 3 und 4).

Versuche, das Ende der larvalen Periode bzw. den Zeitpunkt der Geschlechtsreife mit Hilfe der Spermatophorenübertragung

Tabelle 3. Entwicklung der Geschlechtsmerkmale: Männchen

Zuchtnr.	608			610			613			615			616			636		
Stadium	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
I+II	0	—	1,4	0	—	1,4	0	—	1,4	0	—	1,4	0	—	1,4	0	—	1,4
III	0	—	1,7	0	—	1,7	0	—	1,7	0	—	1,6	0	—	1,6	0	—	1,6
IV	1/10	—	1,9	1/10	—	2,0	1/10	—	1,9	1/10	—	1,9	0	—	1,9	1/8	—	1,9
V	1/4	—	2,2	1/5	—	2,3	1/8	—	2,2	1/4	—	2,3	1/7	—	2,2	1/4	—	2,1
VI	1/3	±	2,5	1/3	±	2,5	1/4	±	2,4	1/3	—	2,5	1/3	—	2,5	1/3	±	2,3
VII	1/3	±	2,7	1/3	+	2,7	1/4	±	2,6	1/3	±	2,8	1/3	±	2,8	1/3	±	2,6
VIII	1/3	+	2,9	1/3	+	3,0	1/3	±	2,8	1/3	+	3,0	1/3	±	3,0	1/3	+	2,8

Tabelle 4. Entwicklung der Geschlechtsmerkmale: Weibchen

Zuchtnr.	607			609			611			625			626			631		
Stadium	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
I+II	0	—	1,4	0	—	1,4	0	—	1,4	0	—	1,4	0	—	1,4	0	—	1,4
III	0	—	1,6	0	—	1,7	0	—	1,6	0	—	1,7	0	—	1,6	0	—	1,7
IV	0	—	1,9	0	—	1,9	0	—	1,9	0	—	2,0	0	—	1,9	0	—	1,9
V	1/10	—	2,2	0	—	2,2	0	—	2,1	0	—	2,3	0	—	2,2	1/10	—	2,2
VI	1/8	—	2,5	1/10	—	2,5	1/8	—	2,5	1/10	—	2,6	1/10	—	2,5	1/9	—	2,5
VII	1/5	—	2,9	1/8	—	2,8	1/5	—	2,9	1/8	—	2,9	1/6	—	2,8	1/6	—	2,8
VIII	1/5	—	3,1	1/6	—	3,0	1/5	—	3,1	1/5	—	3,2	1/5	—	3,0	1/4	—	3,1

A = Länge der Geschlechtspapille bezogen auf Sternit IX; B = Deformation der Anhänge des Urosterniten I; C = Körpergrösse.

zu bestimmen, verliefen immer negativ. Deshalb wurden von den fraglichen Stadien Schnitte verfertigt, um den Reifegrad der inneren Geschlechtsorgane untersuchen zu können. Diese Schnitte haben gezeigt, dass die physiologische Geschlechtsreife

erst in einem späteren Stadium eintritt. Von insgesamt 26 geschnittenen Tieren war nur ein Männchen bereits im 8. Stadium (123 Tage nach dem Schlüpfen) fortpflanzungsfähig. Die Weibchen des 7. Stadiums besaßen alle noch unentwickelte Ovarien, und die Ovarien des 8. Stadiums waren noch nicht voll ausgebildet. Die physiologische Geschlechtsreife fällt auf das 9. bis 12. Stadium. Das Eintreten der Geschlechtsreife scheint nicht an ein bestimmtes Stadium gebunden zu sein. Es handelt sich vielmehr um einen fließenden Übergang, der individuellen Schwankungen unterworfen ist.

Bedeutet für die *Pterygota* der Beginn des reifen Stadiums das Ende des Wachstums, so hat *Campodea* zu diesem Zeitpunkt die definitive Körpergrösse noch nicht erreicht. Sie wächst und häutet sich weiter. Die Grösse der Larva neonata beträgt 1,3 bis 1,4 mm. Der Zuwachs während der larvalen Periode liegt beim Männchen bei 1,6–1,9 mm und beim Weibchen bei 2,2 bis 2,6 mm. Die Grösse der Tiere schwankt beim Erreichen der Geschlechtsreife zwischen 3,0–3,2 mm, bei den Männchen und bei

Tabelle 5. Länge des Häutungsintervalls von Adulttieren im Sommer bei 20–22° C.

Art	Tag	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	Anzahl Häutungen	Anzahl Tiere	Durchschnittslänge der Häutungsintervalle
A	♂	1			1	2	4	2	4	5	6	3	6	4	2	2	1				43	10	17,7
	♀		1	1	2	4	4	5	4	3	2	3	1	2	1						33	6	16,7
B	♀					3	4	3	4	2	1	1	1	1	1	1	1				22	6	17,9
C	♂					1	1	1	1	1	1										6	1	16,5
	♀	1	1		1	5	6	8	6	2	2	1	1		1				1		36	6	16,2
D	♀				2	1	1	2	1	3	1	2	1	2	1	2					19	4	18,5
E	♀		2	2	3	4	3	3	3	2	1	1	1		1		1				27	5	14,8
F	♀	2	2	7	3	3	1	3	1	2	1	1		1							27	4	13

A = *C. silvestrii posterior*; B = *C. rhopalota*; C = *C. remyi*;
D = *C. lubbockii*; E = *C. plusiochaeta*; F = *C. fragilis*.

den Weibchen zwischen 3,6–3,9 mm. Die Grösse eines ausgewachsenen Männchens beträgt aber 3,4–3,5 mm und diejenige des Weibchens 4,5–4,8 mm. Das bedeutet, dass der Zuwachs während der larvalen Periode bei Männchen 85 % und bei Weibchen sogar nur 71 % des gesamten Wachstums beträgt.

Postlarvales Wachstum

Nach der oben gegebenen Definition beginnt das postlarvale Wachstum mit dem Eintritt des Tieres in die Periode der Geschlechtsreife. Es dauert bis zum Erreichen der maximalen Körpergrösse. Seine Länge variiert sehr stark. Die ersten paar Häutungen in dieser Periode zeigen beim Weibchen noch ziemlich starkes Wachstum. Beim Männchen nimmt die Grössenzunahme pro Häutungsintervall sehr rasch ab, sofern sie nicht schon ganz aufgehört hat. Verlaufen die Kurven schliesslich horizontal, so kann es bei männlichen wie bei weiblichen Individuen zu einem sekundären Wachstum kommen. Der Beginn der zweiten Wachstumsperiode ist unabhängig von Temperatur und Alter des Tieres. Sie kann sich sozusagen direkt an das primäre Wachstum anschliessen, ist aber meist durch 3–4 Häutungen ohne Wachstum von derselben getrennt. Je nachdem ergibt sich eine längere oder kürzere mature Periode. Das sekundäre Wachstum erstreckt sich oft nur über wenige Häutungen. Der Zuwachs beträgt wenige Zehntelsmillimeter. Die Weibchen werden bei allen Arten bedeutend grösser als die Männchen. Die Grösse, die am Ende erreicht wird, ist für jede Art verschieden und schwankt auch innerhalb derselben. Die maximalen Grössen der verschiedenen Arten in meiner Zucht sind die folgenden:

	Männchen	Weibchen
<i>C. silvestrii posterior</i>	3,6	4,6
<i>C. rhopalota</i>	3,4	4,8
<i>C. remyi</i>	4,5	5,3
<i>C. lubbockii</i>	3,8	5,0
<i>C. plusiochaeta</i>	2,6	3,3
<i>C. fragilis</i>	3,3	4,0

Vergleicht man die Tabellen 1 und 5 (*C. rhopalota*), so kann man feststellen, dass mit zunehmendem Alter die Häutungsintervalle etwas länger werden. Es beträgt in der maturen Phase während des Sommers durchschnittlich 18 Tage und kann in der Adultphase noch länger werden. Die starke Streuung ist vielleicht zum Teil aus den grossen Temperaturschwankungen des Sommers 1954 zu erklären. Ferner lassen sich an Hand der Tabelle 5 auch die Häutungsintervalle der verschiedenen Arten

miteinander vergleichen. Die Intervalle der Arten *C. fragilis* und *C. plusiochaeta* sind ziemlich kürzer als diejenigen der übrigen Arten.

Untersucht man an Hand von Kurven das gesamte Wachstum, so kann man zwei Phasen unterscheiden. Eine erste mit starkem Wachstum, die mehr oder weniger rasch in die zweite

Tabelle 6

Wachstum der <i>Campodea silvestrii posterior</i>												
I	570 ♀			571 ♀			572 ♀			154 ♂		
II	ab ovo			ab ovo			ab ovo			2		
III	391			459			479			619		
IV	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
*1+2	10. 8.	1,4		10. 8.	1,4		28. 8.	1,4		13. 4.	1,8	
3	25. 8.	1,6	15	27. 8.	1,7	17	15. 9.	1,6	18	1. 5.	2,1	18
4	11. 9.	1,8	17	16. 9.	2,0	20	3. 10.	2,0	18	14. 5.	2,5	13
5	2. 10.	2,1	21	3. 10.	2,3	17	27. 10.	2,4	24	1. 6.	2,7	18
6	23. 10.	2,4	21	27. 10.	2,6	24	16. 11.	2,8	20	19. 6.	2,8	18
7	19. 11.	2,8	27	19. 11.	2,8	23	31. 12.	3,1	45	2. 7.	3,0	13
8	13. 1.	3,0	55	9. 1.	3,0	51	20. 2.	3,3	51	22. 7.	3,0	20
9	20. 2.	3,3	38	4. 2.	3,2	26	20. 3.	3,5	28	8. 8.	3,0	17
10	31. 3.	3,5	39	24. 2.	3,3	20	20. 8.	3,5	28	20. 8.	3,1	12
11	1. 5.	3,8	31	20. 3.	3,5	24	7. 9.	3,6	25	7. 9.	3,1	18
12	20. 5.	3,9	19	31. 5.	3,8	24	13. 5.	3,8	29	3. 10.	3,2	26
13	31. 5.	4,0	11	14. 4.	3,7	25	2. 6.	3,9	20	6. 11.	3,2	34
14	12. 6.	4,1	12	5. 5.	3,8	21	24. 6.	4,0	22	16. 12.	3,2	40
15	29. 6.	4,1	17	12. 6.	4,0	26	15. 7.	4,1	21	15. 2.	3,2	61
16	15. 7.	4,1	16	15. 6.	4,1	15	31. 7.	4,1	16	13. 3.	3,3	26
17	31. 7.	4,1	16	6. 7.	4,1	21	4,1	16	13. 3.	3,3	26	
18	18. 8.	4,2	18	20. 7.	4,1	14	22. 8.	4,1	22	14. 4.	3,4	32
19	5. 9.	4,2	18	14. 8.	4,2	25	11. 9.	4,2	20	16. 5.	3,4	32
20				1. 9.	4,2	18	12. 10.	4,2	31	5. 6.	3,4	20
21	15. 9.	†		16. 10.	4,2	45	14. 11.	4,2	33	26. 6.	3,4	17
22				12. 11.	4,2	27	20. 12.	4,2	36	10. 7.	3,4	14
23										23. 7.	3,4	13
24										12. 8.	3,5	20
25										26. 8.	3,5	14
26										14. 9.	3,5	19
27										16. 10.	3,5	32
										20. 11.	3,5	35
										27. 12.	3,5	37

I = Zuchtnummern; II = Anzahl von Häutungen vor Aufnahme in die Zucht; III = Beobachtungsdauer in Tagen; IV = Häutungsnummern; A = Datum der Häutung; B = Grösse nach der Häutung in Millimeter; C = Länge des Häutungsintervalls in Tagen.

* Da erst kurz vor Abschluss dieser Arbeit die effektive Dauer des ersten Stadiums erkannt wurde, weil die Tiere in der kurzen Zeit von 5–6 Tagen den abgenommenen Cercus nicht regenerieren konnten, sind in dieser Tabelle im ersten Häutungsintervall sowohl die Larva neonata als auch das zweite Stadium inbegriffen.

mit fast keinem Wachstum übergeht. In dieser zweiten Phase tritt entweder recht deutlich ein sekundäres Wachstum auf, oder es kommt von Zeit zu Zeit zu kleinen Grössenzunahmen. Sie beginnt nach der 10.–16. Häutung, beim Männchen früher als beim Weibchen. Mit der Abnahme des Grössenzuwachses pro Häutungsintervall geht parallel eine Verlängerung des Häutungsintervalls, was mit zur Abflachung der Wachstumskurve beiträgt.

Um in möglichst kurzer Zeit einen Überblick über den gesamten Lebenszyklus von *Campodea* zu erhalten, wurden Tiere

Tabelle 7

Wachstum der <i>Campodea silvestrii posterior</i>												
I	111 ♂			155 ♀			14 ♂			140 ♀		
II	2-3			3-4			5-7			6-8		
III	661			620			711			476		
IV	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
1	3. 3.	2,0		15. 4.	2,4		30. 11.	3,0		10. 3.	3,2	
2	29. 3.	2,3	26	11. 5.	2,6	26	2. 1.	3,0	33	24. 3.	3,4	14
3	20. 4.	2,6	22	28. 5.	3,0	17	17. 3.	3,0	74	17. 4.	3,6	24
4	14. 5.	2,9	24	12. 6.	3,2	15	20. 4.	3,0	34	8. 5.	3,8	21
5	3. 6.	3,0	20	28. 6.	3,2	16	11. 5.	3,1	21	28. 5.	3,9	20
6	23. 6.	3,2	20	18. 7.	3,4	20	28. 5.	3,3	17	15. 6.	4,0	18
7	20. 7.	3,3	27	31. 7.	3,4	13	23. 6.	3,3	26	2. 7.	4,0	17
8	13. 8.	3,3	24	15. 8.	3,4	15	10. 7.	3,3	17	18. 7.	4,0	16
9	2. 9.	3,4	20	7. 9.	3,5	23	25. 7.	3,4	15	1. 8.	4,1	14
10	16. 9.	3,4	14	23. 9.	3,6	16	15. 8.	3,4	21	15. 8.	4,1	14
11	12. 10.	3,4	26	18. 10.	3,8	25	7. 9.	3,4	13	31. 8.	4,1	16
12	6. 11.	3,4	25	16. 11.	4,0	29	23. 9.	3,4	16	14. 9.	4,1	14
13	13. 1.	3,4	68	9. 1.	4,0	54	3. 11.	3,5	41	3. 10.	4,1	19
14	9. 3.	3,4	55	1. 3.	4,0	50	20. 1.	3,5	78	27. 10.	4,1	24
15	31. 3.	3,4	22	25. 3.	4,1	24	1. 3.	3,5	40	19. 11.	4,2	23
16	24. 4.	3,4	24	15. 4.	4,1	21	8. 4.	3,5	38	31. 12.	4,3	42
17	20. 5.	3,4	26	16. 5.	4,1	31	1. 5.	3,5	23	12. 2.	4,4	43
18	22. 6.	3,4	33	5. 6.	4,1	20	27. 5.	3,5	26	13. 3.	4,5	29
19	3. 7.	3,5	11	3. 7.	4,2	28	19. 6.	3,5	23	8. 4.	4,5	26
20	18. 7.	3,5	15	23. 7.	4,2	20	6. 7.	3,5	17	1. 5.	4,5	23
21	3. 8.	3,5	16	12. 8.	4,3	20	23. 7.	3,5	17	27. 5.	4,4	26
22	22. 8.	3,5	19	11. 9.	4,4	30	14. 8.	3,5	22	15. 6.	4,4	19
23	5. 9.	3,5	14	1. 10.	4,4	20	1. 9.	3,5	18	29. 6.	4,3	14
24	27. 9.	3,5	22	11. 11.	4,5	41	21. 9.	3,5	20			
25	24. 10.	3,5	27	27. 12.	4,5	46	20. 10.	3,5	29	29. 6.	†	
26	18. 11.	3,5	27				21. 11.	3,5	32			
27	22. 12.	3,5	34									

I = Zuchtnummern; II = Anzahl von Häutungen vor Aufnahme in die Zucht;

III = Beobachtungsdauer in Tagen; IV = Häutungsnummern;

A = Datum der Häutung; B = Grösse nach der Häutung in Millimeter; C = Länge des Häutungsintervalls in Tagen.

von verschiedener Grösse und Alter unter Beobachtung gestellt. Das Alter dieser gefangenen Tiere ist unsicher, da es nur approximativ an Hand der Grösse und Behaarung verglichen mit Tieren, die von Anfang an aufgezogen werden konnten, bestimmt werden kann, sofern sie sich noch in einer Periode stärkeren Wachstums befinden. Da sich die beiden Arten *C. fragilis* und *C. plusiochaeta* in meiner Zucht nicht fortpflanzten, blieben die ersten

Tabelle 8

Wachstum der <i>Campodea rhopalota</i>												
I	532 ♀			548 ♀			550 ♀			575 ♀		
II	ab ovo			ab ovo			ab ovo			ab ovo		
III	517			438			525			469		
IV	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
1+2*	22. 6.	1,4		4. 7.	1,4		4. 7.	1,4		9. 9.	1,4	
3	2. 7.	1,6	10	16. 7.	1,6	12	13. 7.	1,7	9	23. 9.	1,7	14
4	13. 7.	1,8	11	25. 7.	1,9	9	30. 7.	2,0	17	12. 10.	2,1	19
5	25. 7.	2,3	12	2. 8.	2,4	8	13. 8.	2,2	14	3. 11.	2,5	22
6	8. 8.	2,8	14	13. 8.	2,8	11	28. 8.	2,5	15	1. 12.	3,0	28
7	22. 8.	3,0	14	28. 8.	3,0	15	11. 9.	2,8	14	4. 2.	3,3	65
8	11. 9.	3,1	20	11. 9.	3,3	14	2. 10.	3,0	21	1. 3.	3,5	25
9	1. 10.	3,3	20	3. 10.	3,5	23	13. 10.	3,2	11	31. 3.	3,6	30
10	23. 10.	3,4	22	15. 11.	3,7	43	8. 11.	3,5	26	22. 4.	3,8	22
11	19. 11.	3,6	27	2. 1.	3,9	48	16. 12.	3,7	38	27. 5.	3,9	35
12	20. 2.	3,8	93	12. 2.	4,0	41	4. 2.	3,8	50	19. 6.	4,0	23
13	27. 3.	4,0	35	1. 3.	4,1	17	24. 3.	4,0	48	10. 7.	4,0	21
14	24. 4.	4,1	28	27. 3.	4,1	26	20. 4.	4,2	27	27. 7.	4,1	17
15	22. 5.	4,2	28	1. 5.	4,1	34	10. 5.	4,3	20	18. 8.	4,2	22
16	19. 6.	4,3	28	31. 5.	4,2	30	31. 5.	4,3	21	5. 9.	4,2	18
17	5. 7.	4,3	16	22. 6.	4,3	22	22. 6.	4,3	22	27. 9.	4,3	22
18	17. 7.	4,3	12	12. 7.	4,3	30	6. 7.	4,4	14	24. 10.	4,4	27
19	31. 7.	4,3	14	31. 7.	4,3	19	17. 7.	4,5	11	18. 11.	4,4	27
20	14. 8.	4,3	14	14. 8.	4,3	14	3. 8.	4,5	17	20. 12.	4,4	32
21	26. 8.	4,3	12	5. 9.	4,3	22	20. 8.	4,5	17			
22	11. 9.	4,3	16				5. 9.	4,5	16			
23	27. 9.	4,3	16	24. 9.	†		22. 9.	4,5	17			
24	20. 10.	4,3	23				16. 10.	4,6	24			
25	21. 11.	4,3	32				7. 11.	4,6	22			
							11. 12.	4,6	34			

I = Zuchtnummern; II = Anzahl von Häutungen vor Aufnahme in die Zucht; III = Beobachtungsdauer in Tagen; IV = Häutungsnummer; A = Datum der Häutung; B = Grösse nach der Häutung in Millimeter; C = Länge des Häutungsintervalls in Tagen.

* Da erst kurz vor Abschluss dieser Arbeit die effektive Dauer des ersten Stadiums erkannt wurde (Tab. 2), weil die Tiere in der kurzen Zeit von 5–6 Tagen den abgenommenen Cercus nicht regenerieren konnten, sind in dieser Tabelle im ersten Häutungsintervall sowohl die Larva neonata als auch das zweite Stadium inbegriffen.

Stadien derselben unbekannt. Einige Beispiele der gehaltenen Tiere wurden in Tabellen angeführt, die als Grundlage der Untersuchung des Wachstums dienen sollen (Tab. 6–12). Für jede Art wurde eine Tabelle aufgestellt, aus der das Häutungsdatum, die Grösse nach der Häutung und die Länge des Häutungsintervalls hervorgeht. Tiere mit Zuchtnummern über 500 wurden ab ovo aufgezogen. Aus diesen Tabellen wurde das Wachstum einzelner Tiere in Kurven übertragen (Abb. 7). Die Basisgrösse der Tiere ist jeweils unter der Zuchtnummer vermerkt. Damit das Verhalten der Tiere während der verschiede-

Tabelle 9

Wachstum der <i>Campodea rhopalota</i>												
I	81 ♀			87 ♀			281 ♀			283 ♀		
II	3			4			5–6			10–12		
III	621			562			529			500		
IV	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
1	19. 12.	2,1		8. 12.	2,3		10. 7.	3,0		16. 7.	3,9	
2	22. 1.	2,2	34	2. 1.	2,4	25	25. 7.	3,2	15	8. 8.	4,0	23
3	25. 2.	2,4	34	8. 2.	2,5	37	13. 8.	3,4	19	24. 8.	4,0	16
4	27. 3.	2,8	30	27. 3.	2,6	47	7. 9.	3,6	25	14. 9.	4,1	21
5	13. 4.	3,0	17	28. 4.	2,8	32	3. 10.	3,6	26	12. 10.	4,1	28
6	8. 5.	3,3	25	20. 5.	3,1	22	19. 11.	3,7	47	8. 11.	4,1	27
7	28. 5.	3,5	20	3. 6.	3,4	14	3. 1.	3,9	45	7. 2.	4,2	91
8	15. 6.	3,7	18	23. 6.	3,7	20	20. 1.	4,0	17	27. 3.	4,3	48
9	2. 7.	3,9	17	13. 7.	3,9	20	12. 2.	4,0	23	28. 4.	4,4	32
10	25. 7.	4,0	23	30. 7.	4,0	17	6. 3.	4,0	22	3. 6.	4,5	36
11	11. 8.	4,1	17	15. 8.	4,0	16	31. 3.	4,1	25	26. 6.	4,5	23
12	28. 8.	4,3	17	2. 9.	4,0	18	1. 5.	4,2	31	15. 7.	4,5	19
13	14. 9.	4,3	17	16. 9.	4,0	14	31. 5.	4,2	31	3. 8.	4,5	19
14	15. 10.	4,3	31	1. 10.	4,0	15	22. 6.	4,2	22	20. 8.	4,5	17
15	12. 11.	4,3	28	18. 10.	4,0	17	15. 7.	4,3	23	5. 9.	4,5	16
16	20. 1.	4,3	69	6. 11.	4,0	18	3. 8.	4,3	19	24. 9.	4,5	19
17	24. 2.	4,3	35	19. 12.	4,2	43	19. 8.	4,3	16	30. 10.	4,5	36
18	26. 3.	4,3	30	12. 1.	4,3	24	7. 9.	4,3	19	28. 11.	4,5	29
19	18. 4.	4,4	23	10. 3.	4,4	57	5. 10.	4,3	28			
20	7. 5.	4,4	19	12. 4.	4,5	33	26. 10.	4,3	21			
21	31. 5.	4,4	24	5. 5.	4,5	23	18. 11.	4,3	23			
22	22. 6.	4,4	22	3. 6.	4,5	29	20. 12.	4,3	32			
23	10. 7.	4,4	18	24. 6.	4,5	21						
24	27. 7.	4,4	17									
25	14. 8.	4,4	18									
26	1. 9.	4,4	18									
	7. 9.	†										

I = Zuchtnummern; II = Anzahl von Häutungen vor Aufnahme in die Zucht; III = Beobachtungsdauer in Tagen; IV = Häutungsnummer; A = Datum der Häutung; B = Grösse nach der Häutung in Millimeter; C = Länge des Häutungsintervalls in Tagen.

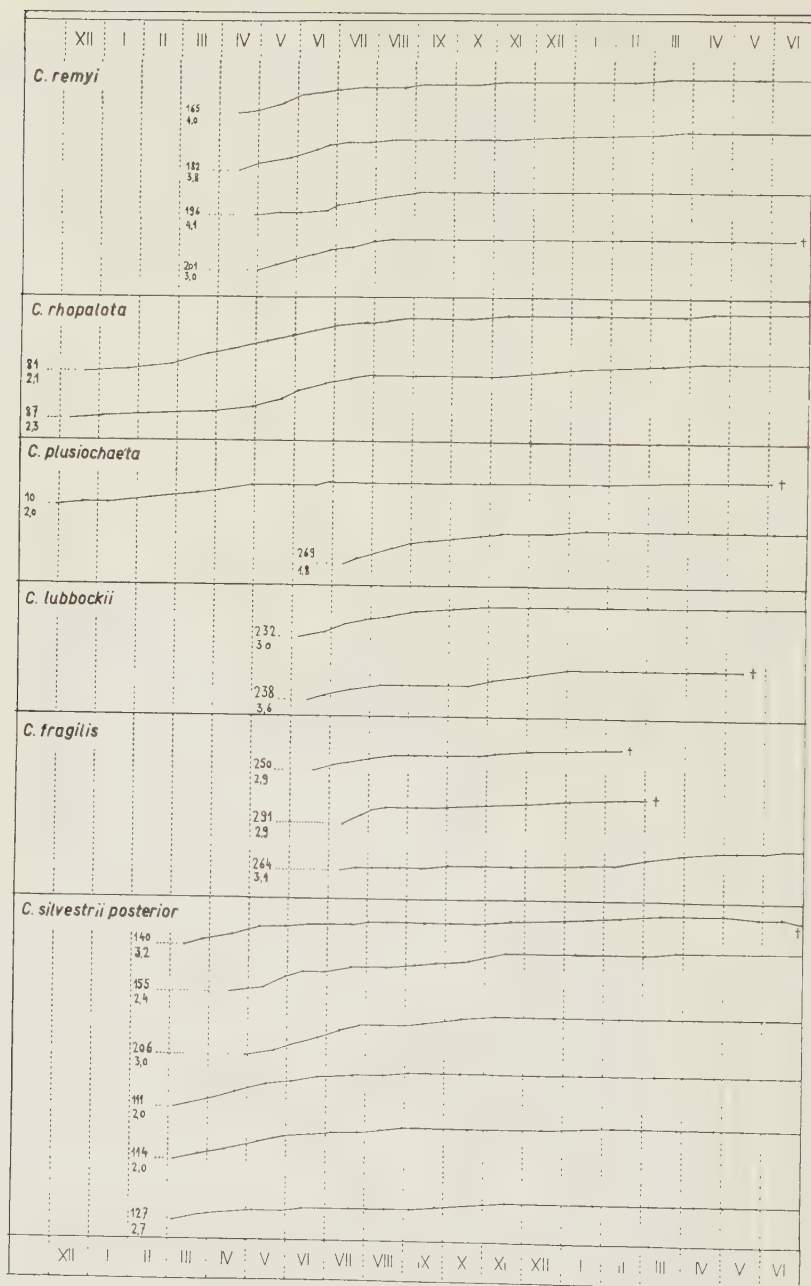


Abb. 7. Wachstumskurven der verschiedenen Arten.

nen Jahreszeiten besser erkennbar ist, sind in dieser Darstellung die Häutungen am entsprechenden Datum eingetragen worden. Zugrunde liegt das Jahr 1954. Der Verlauf einer solchen Kurve wird einerseits durch das Alter des Tieres, andererseits durch die Temperatur bestimmt. Um den Einfluss dieser beiden Faktoren besser kenntlich zu machen, wurden die Kurven in zwei Komponenten zerlegt, in das Häutungsintervall einerseits und in die Grössenzunahme pro Häutungsintervall andererseits. In

Tabelle 10

Wachstum der <i>Campodea remyi</i>										<i>C. fragilis</i>		
I	201 ♂			182 ♀			165 ♀			264 ♀		
II	5-7			9-12			9-12			?		
III	384			613			508			537		
IV	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
1	1. 5.	3,0		16. 4.	3,8		15. 4.	4,0		9. 7.	3,1	
2	14. 5.	3,2	13	4. 5.	4,1	18	1. 5.	4,1	16	21. 7.	3,2	12
3	28. 5.	3,4	14	25. 5.	4,3	21	20. 5.	4,4	19	3. 8.	3,2	13
4	12. 6.	3,6	15	15. 6.	4,6	21	3. 6.	4,7	14	15. 8.	3,2	12
5	26. 6.	3,8	14	25. 6.	4,8	10	19. 6.	4,8	16	24. 8.	3,2	9
6	13. 7.	3,9	17	10. 7.	4,9	15	4. 7.	4,9	15	11. 9.	3,2	18
7	29. 7.	4,1	16	25. 7.	4,9	15	22. 7.	5,0	18	2. 10.	3,3	21
8	13. 8.	4,2	15	15. 8.	5,0	21	8. 8.	5,0	17	27. 10.	3,3	25
9	31. 8.	4,2	18	7. 9.	5,0	23	22. 8.	5,0	14	19. 11.	3,3	23
10	14. 9.	4,2	14	23. 9.	5,0	16	7. 9.	5,1	16	7. 2.	3,4	80
11	3. 10.	4,2	19	16. 10.	5,0	23	23. 9.	5,1	16	1. 3.	3,6	22
12	6. 11.	4,2	34	8. 11.	5,0	23	18. 10.	5,1	25	26. 3.	3,8	25
13	7. 2.	4,2	93	12. 12.	5,1	34	8. 11.	5,2	21	24. 4.	3,9	29
14	13. 3.	4,2	34	6. 3.	5,2	84	18. 12.	5,2	40	10. 5.	3,9	16
15	6. 4.	4,2	24	27. 3.	5,3	21	15. 2.	5,2	59	31. 5.	3,9	21
16	1. 5.	4,2	25	16. 4.	5,3	20	13. 3.	5,2	26	15. 6.	4,0	15
17	20. 5.	4,2	19	10. 5.	5,3	24	8. 4.	5,2	26	26. 6.	4,0	11
18				3. 6.	5,3	24	1. 5.	5,2	23	5. 7.	4,0	9
19	19. 6.	†		22. 6.	5,3	19	24. 5.	5,2	23	17. 7.	4,0	12
20				17. 7.	5,3	25	15. 6.	5,2	22	27. 7.	4,0	10
21				31. 7.	5,3	14	3. 7.	5,2	18	6. 8.	4,0	10
22				14. 8.	5,3	14	17. 7.	5,2	14	19. 8.	4,0	13
23				1. 9.	5,3	18	6. 8.	5,2	20	1. 9.	4,0	13
24				11. 9.	5,3	10	26. 8.	5,2	20	11. 9.	4,0	10
25				1. 10.	5,3	20	5. 9.	5,2	10	27. 9.	4,0	16
26				20. 10.	5,3	19				16. 10.	4,0	19
27				7. 11.	5,3	18	17. 9.	†		4. 11.	4,0	19
28				20. 12.	5,3	43				21. 11.	4,0	17
29										28. 12.	4,0	37

I — Zuchtnummern; II = Anzahl von Häutungen vor der Aufnahme in die Zucht; III = Beobachtungsdauer in Tagen; IV = Häutungsnummern; A = Datum der Häutung; B = Grösse nach der Häutung in Millimeter; C = Länge des Häutungsintervalls in Tagen.

dieser Darstellung bedeutet die Vertikale die Länge des Häutungsintervalls und die Horizontale die Grössenzunahme pro Häutungsintervall. Die Zahlen geben an, in welchen Monat das Ende des betreffenden Intervalls fällt (Abb. 8). Die Beispiele zeigen vor allem die Veränderung der Intervalllänge während der verschiedenen Jahreszeiten. Während die Grössenzunahme weniger von der Temperatur abhängig ist als vielmehr vom Alter der Tiere, ist die Länge des Intervalls mehr durch die Temperatur bedingt, wenn auch bis zu einem gewissen Grade vom Alter.

Tabelle 11

Wachstum der <i>Campodea lubbockii</i>												
I	600 ♀			602 ♂			305 ♂			232 ♀		
II	ab ovo			ab ovo			2			6-7		
III	375			240			468			544		
IV	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
1+2*	1. 11.	1,4		1. 11.	1,4		30. 8.	1,8		5. 6.	3,0	
3	22. 11.	1,6	21	22. 11.	1,7	21	14. 9.	2,0	15	25. 6.	3,2	20
4	23. 12.	1,8	31	25. 12.	1,9	33	3. 10.	2,3	19	10. 7.	3,5	15
5	20. 1.	2,0	28	20. 1.	2,1	26	27. 10.	2,6	24	26. 7.	3,7	16
6	7. 2.	2,5	18	12. 2.	2,4	23	16. 11.	3,0	20	13. 8.	3,8	18
7	1. 3.	2,9	22	6. 3.	2,7	20	16. 12.	3,1	30	4. 9.	4,0	22
8	20. 3.	3,2	19	25. 3.	2,9	19	16. 1.	3,1	31	3. 10.	4,1	29
9	8. 4.	3,4	19	14. 4.	3,1	20	15. 2.	3,2	30	30. 10.	4,2	27
10	26. 4.	3,5	18	5. 5.	3,2	21	20. 3.	3,3	33	1. 12.	4,2	31
11	20. 5.	3,7	24	24. 5.	3,3	19	8. 4.	3,4	19	23. 1.	4,2	53
12	9. 6.	3,9	20	12. 6.	3,5	19	1. 5.	3,5	23	1. 3.	4,2	36
13	22. 6.	4,0	13	29. 6.	3,6	17	20. 5.	3,6	19	31. 3.	4,2	30
14	6. 7.	4,0	14				12. 6.	3,7	23	1. 5.	4,2	31
15	20. 7.	4,0	14				29. 6.	3,8	17	31. 5.	4,2	30
16	3. 8.	4,0	14				15. 7.	3,9	16	22. 6.	4,2	22
17	22. 8.	4,0	19				6. 8.	4,0	22	10. 7.	4,2	18
18	11. 9.	4,0	20				7. 9.	4,0	32	27. 7.	4,2	17
19	27. 9.	4,1	16				1. 10.	4,0	24	16. 8.	4,2	20
20	9. 10.	4,1	12				30. 10.	4,0	29	5. 9.	4,2	20
21	26. 10.	4,1	17				11. 12.	4,0	42	1. 10.	4,2	26
22	11. 11.	4,1	16							30. 10.	4,2	29
										3. 12.	4,2	34

I — Zuchtnummern; II = Anzahl von Häutungen vor Aufnahme in die Zucht; III = Beobachtungsdauer in Tagen; IV = Häutungsnummern; A = Datum der Häutung; B = Grösse nach der Häutung in Millimeter; C = Länge des Häutungsintervalls in Tagen.

* Da erst kurz vor Abschluss dieser Arbeit die effektive Dauer des ersten Stadiums erkannt wurde, weil die Tiere in der kurzen Zeit von 5-6 Tagen den abgenommenen *Cereus* nicht regenerieren konnten, sind in dieser Tabelle im ersten Häutungsintervall sowohl die Larva neonata als auch das zweite Stadium inbegriffen.

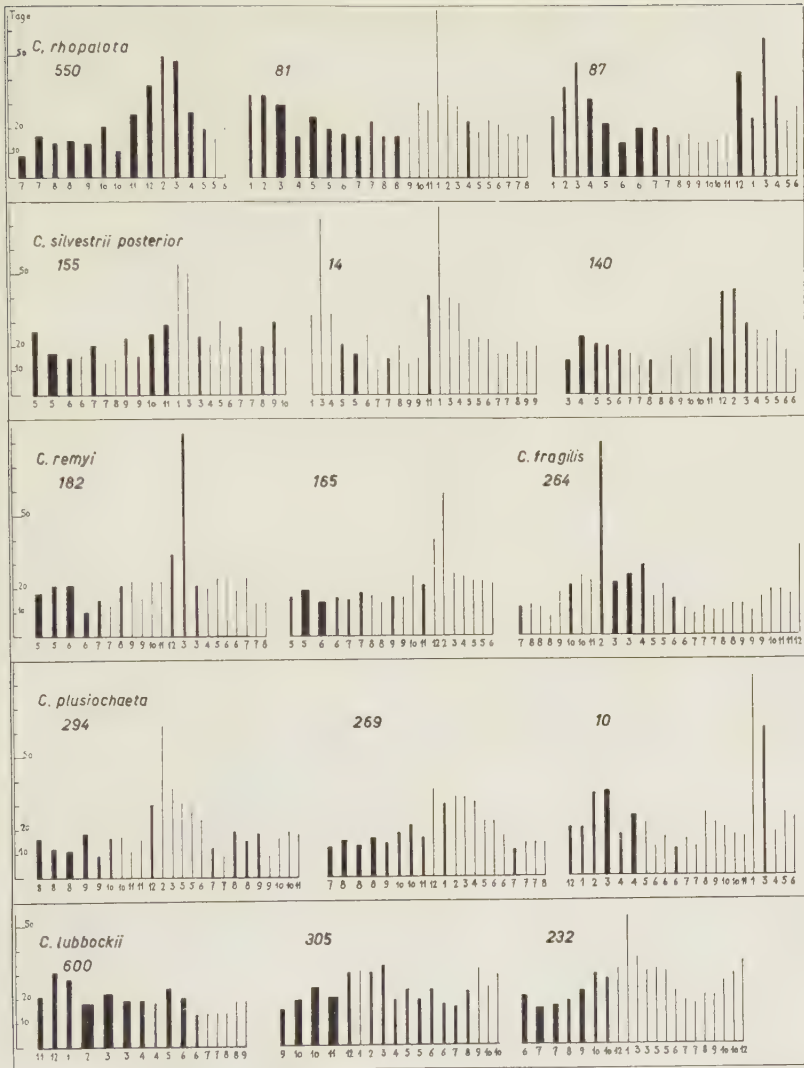


Abb. 8. Veränderung der Häutungsintervall-Länge während des Jahres. Die Senkrechte bedeutet die Länge des Häutungsintervalls in Tagen, die Waagrechte die Grössenzunahme in Zehntelsmillimeter.

- 0 = Keine Grössenzunahme
- 1 = Zunahme um einen Zehntelsmillimeter
- 2 = Zunahme um zwei Zehntelsmillimeter
- 3 = Zunahme um drei Zehntelsmillimeter
- 4 = Zunahme um vier Zehntelsmillimeter
- 5 = Zunahme um fünf Zehntelsmillimeter

Die Zahlen bedeuten die Monate, in welche das Ende der Intervalle fällt.

Dies zeigt sich weniger im Sommer, wo, abgesehen von individuellen Schwankungen, ältere Tiere nur wenig längere Häutungsintervalle aufweisen. Im Winter dagegen reagieren ausgewachsene Tiere viel stärker auf tiefe Temperaturen als Larven.

Tabelle 12

Wachstum der <i>Campodea plusiochaeta</i>												
I	294 ♀			269 ♀			10 ♀			273 ♀		
II	?			?			?			?		
III	535			527			552			486		
IV	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
1	16. 7.	1,4		6. 7.	1,8		28. 11.	2,0		6. 7.	2,1	
2	1. 8.	1,6	16	18. 7.	2,0	12	18. 12.	2,1	20	18. 7.	2,3	12
3	13. 8.	1,8	12	2. 8.	2,2	15	7. 1.	2,2	20	3. 8.	2,5	16
4	24. 8.	2,1	11	15. 8.	2,4	13	10. 2.	2,3	34	15. 8.	2,5	12
5	11. 9.	2,3	18	31. 8.	2,6	16	17. 3.	2,5	35	4. 9.	2,6	20
6	20. 9.	2,4	9	14. 9.	2,7	14	3. 4.	2,6	17	20. 9.	2,7	16
7	6. 10.	2,5	16	2. 10.	2,8	18	28. 4.	2,8	25	3. 10.	2,7	13
8	23. 10.	2,5	17	23. 10.	2,9	21	20. 5.	2,8	22	23. 10.	2,7	20
9	3. 11.	2,5	11	8. 11.	3,0	16	1. 6.	2,8	12	8. 11.	2,7	16
10	19. 11.	2,5	16	14. 12.	3,0	36	17. 6.	2,8	16	4. 2.	2,8	88
11	19. 12.	2,6	30	13. 1.	3,1	30	28. 6.	2,9	11	1. 3.	3,0	25
12	20. 2.	2,6	63	15. 2.	3,1	33	13. 7.	2,9	15	22. 3.	3,0	21
13	31. 3.	2,6	39	20. 3.	3,1	33	25. 7.	2,9	12	8. 4.	3,0	17
14	1. 5.	2,6	31	20. 4.	3,1	31	20. 8.	2,9	26	1. 5.	3,0	23
15	31. 5.	2,6	30	13. 5.	3,1	23	11. 9.	2,9	22	22. 5.	3,0	21
16	24. 6.	2,6	24	5. 6.	3,1	23	1. 10.	2,9	20	9. 6.	3,0	18
17	6. 7.	2,7	12	22. 6.	3,1	17	18. 10.	2,9	17	22. 6.	3,0	13
18	15. 7.	2,7	9	3. 7.	3,2	11	3. 11.	2,9	16	8. 7.	3,0	16
19	3. 8.	2,8	19	17. 7.	3,2	14	25. 1.	2,9	83	27. 7.	3,0	19
20	18. 8.	2,9	15	31. 7.	3,2	14	27. 3.	3,0	61	14. 8.	3,0	18
21	5. 9.	3,0	18	14. 8.	3,2	14	14. 4.	3,0	18	26. 8.	3,0	12
22	14. 9.	3,0	9	26. 8.	3,3	12	10. 5.	3,0	26	7. 9.	3,0	12
23	1. 10.	3,0	17	11. 9.	3,3	16	3. 6.	3,0	24	26. 9.	3,0	19
24	20. 10.	3,0	19	27. 9.	3,3	16				16. 10.	3,0	20
25	7. 11.	3,0	18	16. 10.	3,3	19	7. 6.	†		4. 11.	3,0	19
26	28. 11.	3,0	21	30. 10.	3,3	14						
27	2. 1.	3,0	35	18. 11.	3,3	19						
28				15. 12.	3,3	27						

I — Zuchtnummern; II — Anzahl von Häutungen vor Aufnahme in die Zucht; III — Beobachtungsdauer in Tagen; IV — Häutungsnummern; A = Datum der Häutung; B — Grösse nach der Häutung in Millimeter; C — Länge des Häutungsintervalls in Tagen.

Bei den Nummern 81, 87 und 10 (Abb. 8), die während zwei Winter beobachtet werden konnten, kann am gleichen Exemplar festgestellt werden, dass sie im ersten Winter als Larve weniger lange Intervalle aufweisen als im zweiten. Nr. 14, das

bereits im ersten Winter sozusagen ausgewachsen war, besitzt in beiden Wintern gleich lange Extremwerte. Es scheint, dass bei vielen Tieren im Winter ein bestimmter Schwellenwert unterschritten wurde, so dass das Häuten ausblieb. Der Wert liegt um $8-10^{\circ}\text{C}$ für ältere Tiere. Diese Beobachtung deckt sich mit der Aussage von FOLSOM (1920), da er angibt: «Some of them (Thysanuren im Gegensatz zu Collembolen) hibernate but do not grow, molt or lay eggs in winter.» Jüngere Tiere häuten sich allerdings auch unter diesem Wert.

In Abbildung 9 wird das Wachstum zweier Larven verglichen. Das eine Exemplar schlüpfte im Frühjahr. Seine Larvenperiode

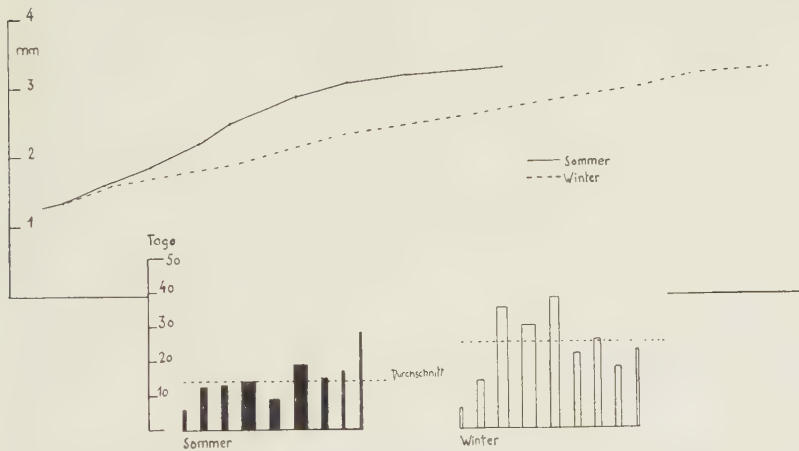


Abb. 9. Larvaltes Wachstum im Sommer bzw. Winter (*C. rhopalota*).

fällt somit in den Sommer. Das andere entwickelte sich während des Winters. Die Kurven zeigen bei gleicher Häutungszahl einen ganz verschiedenen Verlauf. Zerlegen wir dieselben im oben erwähnten Sinne, so ist leicht zu erkennen, dass die Deformation der Winterkurve lediglich auf Verlängerung der Häutungsintervalle beruht, da der Zuwachs pro Intervall innerhalb der individuellen Streuung bleibt und im Sommer und Winter derselbe ist (Abb. 9). Die Länge der Intervalle war im Winter bei $5-12^{\circ}\text{C}$ für Larven aus der Zucht mit durchschnittlich 30 Tagen zirka doppelt so lang als die Durchschnittslänge im Sommer. Auch das sekundäre Wachstum ist offenbar nicht von der Temperatur abhängig, da es auch in den Winter fallen kann (z. B. Nrn. 87 und 140 in Abb. 8). Da die meisten Campodeen im Sommer und Herbst ausschlüpfen, fällt der Winter auf das Ende der larvalen

Periode. Damit beginnt die Kurve sich schon früher abzuflachen und steigt später im Frühling bis zum Erreichen der ausgewachsenen Stadien noch einmal steiler an (z. B. Nrn. 81 und 87 in Abb. 7). Das spezifische Verhalten einer ganzen Art während des Winters war auf Grund des geringen untersuchten Materials nicht mit Sicherheit zu ermitteln. *C. lubbockii* scheint allerdings auf tiefe Temperaturen am wenigsten zu reagieren. Auch in freier Natur ist diese Art bei einer Kälte um 0°C noch relativ lebhaft, wogegen die andern Arten, besonders *C. rhopalota* und *C. silvestrii*, sehr «lahm» werden.

Auf Grund der Beobachtung, dass die Temperatur nur die Länge des Häutungsintervalls beeinflusst, nicht aber das Wachstum an sich, kann eine theoretische Kurve konstruiert werden,

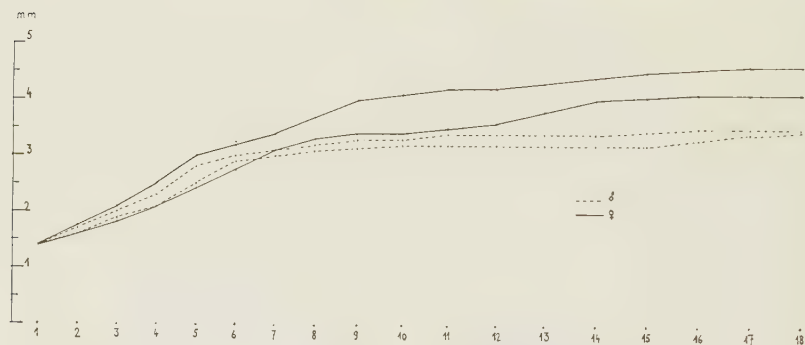


Abb. 10. Theoretische Wachstumskurve (*C. silvestrii posterior*).

in welcher der Einfluss der Temperatur aufgehoben wird, indem das Häutungsintervall konstant gehalten wird. Es kann so das reine Wachstum innerhalb des Lebenszyklus dargestellt werden. Auf dieser Annahme beruhen die Kurven der Abbildung 10. Als Grundlage diente die Länge der Intervalle bei $20-22^{\circ}\text{C}$, die bei Larven 14 und bei den maturen Tieren 18 Tage beträgt. Als Beispiel wurden von Männchen und Weibchen jeweils die beiden Extreme aus der Zucht gewählt. Allerdings ist das Zuchtmaterial zu gering, um die beiden effektiven Streuungsextreme einer Art erhalten zu haben. Es wurden hier die adulten Stadien nicht berücksichtigt. In diesen Kurven wird das weiter oben Erwähnte deutlich hervorgehoben und zusammengefasst. Männchen und Weibchen verhalten sich als Junglarven sehr ähnlich. Das stärkste Wachstum findet bei beiden Geschlechtern zwischen der dritten und sechsten Häutung statt. Es flaut beim Männchen

früher ab. Die Geschlechtsreife tritt zu einem Zeitpunkt ein, wo das primäre Wachstum beinahe oder ganz aufgehört hat, wo aber das sekundäre Wachstum noch nicht begonnen hat. Es ist daher möglich, dass der Unterbruch im Wachstum, der bei vielen Tieren auftritt mit der Geschlechtsreife in Beziehung steht.

Die Eiablage

Zur Eiablage kam es bei den Arten *C. silvestrii posterior*, *C. rhopalota*, *C. remyi* und *C. lubbockii*. Obwohl lange Zeit viele Pärchen in verschiedenen Zuchtschalen gehalten worden sind,

Tabelle 13. Verteilung der Gelege während eines Jahres

Monat	<i>C. rhopalota</i>	<i>C. silvestrii posterior</i>	<i>C. remyi</i>	<i>C. lubbockii</i>
I	—	—	—	—
II	—	—	—	—
III	2	—	—	—
IV	2	—	—	—
V	3	2	—	—
VI	2	2	—	—
VII	2	—	2	—
VIII	3	2	1	—
IX	5	—	—	—
X	1	—	—	2
XI	—	—	—	—
XII	—	—	—	—
Total	20	6	3	2

kam es nur bei wenigen zu einer Fortpflanzung. Mit Ausnahme zweier Weibchen mit einer Grösse von 3,2 bzw. 3,4 mm waren alle Tiere, die zur Eiablage kamen, beinahe oder ganz ausgewachsen. Die Fortpflanzung ist innerhalb eines Jahres nicht an eine bestimmte Periode gebunden, sondern findet während der ganzen wärmeren Jahreszeit statt. Unter 14° C, das heisst in der Zeit vom November bis und mit Februar, kam es zu keiner Eiablage (Tab. 13).

Wie dies bei den Collembolen und Lepismatiden bereits bewiesen ist, trifft es nun auch für *Campodea* zu, dass ein Weibchen wiederholt zur Eiablage schreiten kann. Von insgesamt 11 Pärchen produzierten fünf mehrmals Gelege. Die grösste Zahl

an Gelegen, die dabei auf ein Weibchen fällt, ist in meiner Zucht bis jetzt acht, und zwar liegen diese über 13 Monate zerstreut. Die Gelegefolge ist auch, abgesehen vom Unterbruch im Winter, ziemlich unregelmässig. Es tritt keine bestimmte Periodizität auf. Die Dauer zwischen zwei Gelegen schwankt zwischen 11

Tabelle 14. Gelegefolge bei *C. rhopalota*

Zucht Nr.	255			286			288			534		
	1♂+1♀			1♂+1♀			1♂+2♀*			1♂+1♀		
Gelege- Zahl	Datum der Ablage	Eizahl pro Gelege	Zeit zw. Ablage d. Gelege (Tage)	Datum der Ablage	Eizahl pro Gelege	Zeit zw. Ablage d. Gelege (Tage)	Datum der Ablage	Eizahl pro Gelege	Zeit zw. Ablage d. Gelege (Tage)	Datum der Ablage	Eizahl pro Gelege	Zeit zw. Ablage d. Gelege (Tage)
1	10. 7.	3	80	28. 8.	7	11 25	13. 8.	6	206 0 49 6 15 12 25 2	20. 9.	2	297 35 23 10 26
2	28. 9.	8		8. 9.	5		7. 3. 7. 3.	6 7		14. 7.	7	
3				3. 10.	5		24. 4. 30. 4.	6 9		18. 8.	7	
4							15. 5. 27. 5.	12 5		10. 9.	4	
5							21. 6. 23. 6.	10 8		20. 9.	9	
							Männchen † neues Männchen					
6							10. 8. 16. 8.	10 13	48 6	16. 10.	6	
7							28. 8. 1. 9.	10 12	12 4			
8							13. 9. 15. 9.	8 11	12 2			

* Auf Grund der abwechselungsweise kurzen und langen Zeitabständen zwischen zwei Gelegen wurde angenommen, dass die beiden Weibchen gleichstark an den 14 Gelegen beteiligt sind.

Tagen und mehreren Monaten. Entsprechend variiert die Anzahl von Häutungen zwischen den verschiedenen Eiablagen (Tab. 14). Die Zahl der Eier pro Gelege (Tab. 14) schwankt in meiner Zucht zwischen 2 und 13 Stück. Junge Weibchen produzieren meist nur kleine Gelege. Die meisten Gelege setzen sich

aus 5–9 Eiern zusammen. Nur ein Weibchen produzierte regelmässig Gelege mit mehr als 10 Eiern. Solche Gelege sind erstaunlich gross, besonders auch deshalb, da in den Eikammern der polytroph-meroistischen Ovary von geschnittenen Weibchen nie eine so grosse Zahl nachgewiesen werden konnte. Immerhin bleibt die Frage offen, in welcher Weise die Ovary an der Bildung eines Geleges beteiligt sind. Die Anzahl von 6–8 Eiern pro Eikammer deutet darauf hin, dass nur ein Ovar, wahrscheinlich in alternierendem Rhythmus, an der Bildung eines Geleges beteiligt ist. Gelege von mehr als 10 Eiern könnten vielleicht das Produkt beider Ovary sein. Während bei den Gelegen von normaler Grösse immer alle Eier befruchtet waren, schlüpften bei den grossen Gelegen meist nur 10 oder 11 Tiere. Die übrigen Eier erwiesen sich als unbefruchtet.

Es scheint, dass von einem gewissen Alter an die Eierproduktion aufhört. Auch setzen alte Männchen keine Spermatophoren mehr ab. Schnitte durch solche Exemplare haben gezeigt, dass die Geschlechtsorgane funktionslos geworden sind.

Da sich zwei Pärchen der zweiten Generation aus der Zucht bereits im Schlüpfjahr fortpflanzten, scheint eine Diapause im Winter vor der Geschlechtsreife nicht nötig zu sein.

Während der ganzen Dauer dieser Arbeit kam bei keiner Art ein Fall von Parthenogenese vor. Es ist daher sehr unwahrscheinlich, dass sich *Campodea* auch auf diese Weise vermehrt.

Der Häutungsakt

Die Dauer einer Häutung beträgt bei einem gesunden Adulttier 15–20 Minuten. Die Stellung des Tieres ist immer dieselbe. Die Beine sind ausgestreckt und die Antennen werden nach unten geschlagen, so dass sie zwischen die Beine zu liegen kommen. Die Achse des Kopfes steht dabei ungefähr im rechten Winkel zur Körperachse. Eine sehr ähnliche Stellung nehmen nach LINDENMANN (1950) auch die Collembolen ein. Die Häutung beginnt mit einem Längsriss auf einem Thoraxsegment, meist dem Mesonotum, der genau auf der Mediane zwischen den beiden Haarreihen liegt (Abb. 11). Durch Hin- und Herbewegen des Kopfes wird der Riss nach vorn über das Pronotum und den Kopf bis an die Ansatzstellen der Antennen und nach hinten über das Metanotum verlängert. Nun beginnt das Tier sich zusammenzuziehen und wieder auszustrecken, den Kopf und Thorax hin und her zu schwenken und befreit so Kopf, Thorax, Antennen und Beine aus der Haut. Während dieses ersten Teils

der Häutung arbeitet nur der Rumpf. Die Krallen der Exuvie leisten dabei den nötigen Widerstand. Während der Befreiung der Antennen und Beine aus der Haut geht ein feines Zittern durch dieselben, das wahrscheinlich zum Lösen der Exuvie von der neuen Haut dient. Erst wenn der Thorax und die Extremitäten vollständig befreit sind, werden die Fühler nach vorn und die Beine seitlich ausgestreckt. Indem sich das Tier langsam vorwärts bewegt, wird die Haut auch über das Abdomen und die Cerci abgestreift. Dabei wird die Exuvie bis auf einen Drittel der ursprünglichen Länge zusammengestaucht. Das vollständig gehäutete Tier bleibt oft etwas ermattet stehen, kehrt sich aber meist spontan um, um an der Exuvie zu fressen. Junge Larven fressen meist die ganze Haut auf; ältere Stadien knappen nur daran herum, sofern sie genügend Futter erhalten. Die Bedeutung dieses Aktes konnte nicht ermittelt werden. Die ganze Exuvie mit Haaren und Mundgliedmassen konnte nämlich häufig

scheinbar unversehrt im Enddarm der Tiere nachgewiesen werden. Eine restlose Verdauung findet sicher nicht statt. Sowohl bei Larven wie bei adulten Tieren wurde die Haut unmittelbar nach der Häutung entfernt, bevor die Tiere daran fressen konnten, ohne dass später eine Schädigung derselben festgestellt werden konnte.

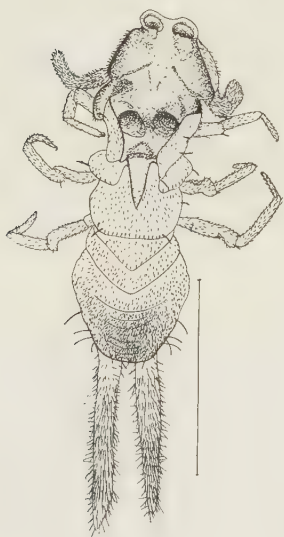


Abb. 11. Exuvie von *C. silvestrii* posterior.
Vergleichsgrösse = 1 mm.

Es sei hier noch versucht, die Häutungsintensität der verschiedenen Arten zu vergleichen (Tab. 15). Als Vergleichsbasis wurde die Anzahl Häutungen innerhalb eines Jahres gewählt, da die Lebensdauer noch unbekannt ist. Um das Alter der zu vergleichenden Tiere approximativ bestimmen zu können, wurde in der Tabelle die Grösse derselben zu Beginn und am Ende des Jahres festgehalten. Es muss allerdings bei der Aufzählung der verschiedenen Tiere bleiben, denn ein Errechnen des Durch-

Tabelle 15. Anzahl Häutungen pro Jahr

Tier Nr.			Anzahl von Häutungen	Grösse bei Beginn des Jahres (mm)	Grösse am Ende des Jahres (mm)
570	<i>C. silvestrii</i> var. <i>posterior</i>	O	17	1,4	4,2
571		O	17	1,4	4,0
215		O	17	2,0	4,2
140		O	17	3,2	4,4
154		O ₃	15	1,8	3,3
114		O ₃	15	2,0	3,4
1		O ₃	15	2,0	4,2
72		O ₃	15	2,3	3,6
155		O ₃	15	2,4	4,1
225		O ₃	14	2,0	3,2
127		O ₃	14	2,7	3,5
206		O ₃	14	3,0	4,6
138		O ₃	13	2,0	3,4
111		O ₃	12	2,0	3,4
14		O ₃	12	3,0	3,4
550	<i>C. rhopalota</i>	O	18	1,4	4,2
575		O	16	1,4	4,2
532		O	16	1,4	4,4
87		O	15	2,3	4,2
81		O	14	2,1	4,2
281		O	14	3,0	4,2
283		O	11	3,8	4,5
562	<i>C. remyi</i>	O ₃	16	1,3	4,0
296		O ₃	16	2,6	4,6
182		O	16	3,8	5,3
167		O	16	4,1	4,6
558		O	15	1,4	4,6
201		O ₃	15	3,0	4,2
196		O	15	4,1	5,0
165		O	15	5,1	5,2
305	<i>C. lubbockii</i>	O ₃	17	1,8	3,7
307		O ₃	17	1,9	3,5
232		O	14	3,0	4,1
269	<i>C. plusiochaeta</i>	O	18	1,6	3,0
293		O ₃	17	1,2	2,8
294		O	17	1,2	3,0
10		O	17	2,0	2,9
273		O	17	2,1	3,0
272		O	16	2,0	3,1
274		O	16	2,1	3,0
264	<i>C. fragilis</i>	O	17	3,1	4,0

schnittswertes einer Art ist nur dann möglich, wenn es sich um lauter gleichaltrige Tiere handelt, da sich die Länge des Häutungsintervalls mit dem Alter der Tiere verändert. Es sind denn auch vor allem die jüngeren Tiere, die entsprechend dem kürzeren Häutungsintervall die meisten Häutungen aufweisen. Wie zu erwarten war, stehen die beiden Arten *C. fragilis* und *C. plusiochaeta* an der Spitze, indem sie sich 16–18mal häuten. Ihnen folgt *C. remyi* mit 15–16 Häutungen und *C. lubbockii* mit 17 bei Jungtieren, aber nur 14–15 bei adulten Formen. Die übrigen Arten erreichen im Maximum 17–18 als Jungtiere, jedoch liegt das Minimum bei 11–12 Häutungen pro Jahr. Für das ganze Leben müsste ungefähr das Doppelte bis Eineinhalbfache berechnet werden.

Alter und Tod

Da es in der Zeitspanne von zwei Jahren nicht möglich war, ein Tier vom Ei an bis zu seinem Tode beobachten zu können, kann über das effektive Alter von Campodea nichts Sicheres ausgesagt werden. Es ist auch wahrscheinlich, dass die Amputations-Regenerations-Methode das Alter der Tiere herabsetzt. Viele Tiere, die bereits in fortgeschrittenen Stadien in die Zucht aufgenommen wurden, lebten beim Abschluss dieser Arbeit noch. Einige davon besitzen ein Alter von zirka 900 Tagen. Es ist aber nicht anzunehmen, dass *Campodea* ein Alter von vier Jahren erreicht, wie es SWEETMAN (1952) für *Ctenolepisma quadriseriata* Pack. angibt. Hingegen darf es bedeutend höher geschätzt werden als dasjenige der Orchesellen. Das Maximum dürfte für Arten in unserem Klima bei drei Jahren liegen. Zwar ist es fraglich, ob Tiere in der freien Natur dasselbe Alter erreichen. Die älteren Tiere werden nämlich sehr plump und reagieren viel langsamer auf äussere Reize, wie Luftzug oder Erschütterung, welchen jüngere Tiere spontan und fluchtartig ausweichen. Sie dürften deshalb leicht das Opfer der zahlreichen Feinde werden. Sehr grosse bzw. alte Tiere sind denn auch im Freien prozentual schwach vertreten.

Schwierigkeiten beim Häuten sind die häufigste Todesursache, wie dies auch SWEETMAN (1952) für Lepismatiden feststellte. Die Tiere scheinen zu schwach zu sein, um sich mit Erfolg innerhalb nützlicher Frist aus der abzustossenden Haut befreien zu können. Ältere Tiere, die monatelang in der gleichen Zuchtchale gehalten worden sind, gingen nach Versetzen in eine andere Schale mit frischer Erde häufig zugrunde. Dem Tod oft längere Zeit voraus geht manchmal eine eigenartige Streck-

kung des Körpers, die nicht mit Wachstum verwechselt werden darf. Sie beruht darauf, dass die Intersegmente ganz ausgestreckt werden, weil sie offenbar nicht mehr in der normalen, etwas eingefalteten Lage gehalten werden können. Andere Tiere zeigen eine Verkürzung des Körpers, was auf eine Verkrampfung zurückgeführt werden könnte. Bei wenigen Tieren fand diese Reduktion der Körpergrösse über mehrere Häutungen statt.

Vergleich mit bisher beschriebenen Apterygota

In ihrer Entwicklung und Vermehrung verhält sich *Campodea* ähnlich wie die bisher beschriebenen *Apterygota*, indem sie sich, im Gegensatz zu den geflügelten Insekten, auch während

Tabelle 16. Häutungsanzahl pro Jahr bei den Apterygota

	Wechselnde		Konstante Temperatur				
	2°–24°		22°	27°		37°	
	ab ovo	adult	adult	ab ovo	adult	ab ovo	adult
<i>Lepisma saccharina</i>				18	8		
<i>Thermobia domestica</i>						38	34
<i>Otenolepisma quadriseriata</i>				22	16		
<i>Orchesella villosa</i>	41–45		60–70				
<i>Campodea plusiochaeta</i>		16–18	22–23				
<i>Campodea remyi</i>	17	15–16	21				
<i>Campodea rhopalota</i>	15–16	11–14	19				

der geschlechtsreifen Phase häutet und weiterwächst. Auch ist die Fortpflanzung nicht an ein bestimmtes Stadium gebunden. Ein genauer Vergleich in bezug auf die Entwicklung zwischen Collembolen, Lepismatiden und *Campodea* auf Grund der verschiedenen Arbeiten ist ziemlich schwierig, da die Zuchtverhältnisse nicht dieselben sind. Während SWEETMAN die Lepismatiden in konstanter Temperatur hielt, waren Collembolen und Campodeen den jahreszeitlichen Temperaturschwankungen unterworfen. In Tabelle 16 wurde versucht, die Häutungsintensität

der verschiedenen Klassen zu vergleichen. Die Angaben für Orchesellen und *Campodea* bei konstanter Temperatur sind auf Grund der sommerlichen Temperaturen approximativ errechnet worden. An Hand der Tabelle kann festgestellt werden, dass *Campodea* den Lepismatiden in bezug auf die Häutungsfolge näher steht als den Orchesellen. Während die kürzesten Intervalle im Sommer zum Beispiel für *Campodea remyi* 9 Tage betragen, sind diese bei *Orchesella villosa* bis auf 3 Tage reduziert. Im Winter ist der Unterschied noch grösser, da die Collembolen nicht so stark auf tiefe Temperaturen reagieren. Während bei Lepismatiden die ersten zwei Häutungsintervalle kürzer sind als die folgenden, unterscheidet sich das erste Intervall bei Orchesellen (LINDENMANN, 1950) nicht wesentlich von den übrigen und ist im Gegenteil oft länger als das zweite. *Campodea* gleicht auch in dieser Hinsicht den Lepismatiden, da das Stadium der Larva neonata um mehr als die Hälfte kürzer ist als die übrigen Larvenstadien. Auch das zweite Stadium ist oft etwas kürzer als das folgende. Abgesehen von Einzelheiten scheinen sich aber die *Apterygota* sehr ähnlich zu verhalten.

BESCHREIBUNG DER STADIEN

Allgemeines

Beim Vergleichen der verschiedenen Stadien einer Art hat es sich gezeigt, dass die einzelnen Stadien, die Prolarve und Larva neonata ausgenommen, keine typischen Merkmale aufweisen. Daher ist es nicht möglich, auf Grund morphologischer Merkmale ein Tier einem bestimmten Stadium zuzuweisen. Wie die Grösse der Stadien einer grossen Streuung unterworfen ist, so ist auch die Behaarung weitgehend eine individuelle. Es gleichen die grossen Exemplare des 4. Stadiums in ihrer Behaarung oft mehr den kleineren Vertretern des 5. Stadiums als den kleinen Exemplaren des gleichen. Auch die Geschlechtspapille tritt nicht immer im gleichen Stadium zum ersten Male auf. Die Behaarung muss viel mehr als Funktion der Grösse eines Tieres aufgefasst werden, als eine solche des Alters. Unter diesen Bedingungen ist es nicht möglich, das Stadium eines Tieres mit Sicherheit bestimmen zu können.

Im allgemeinen kann im Laufe der Entwicklung eine Vermehrung der Haare festgestellt werden. Sie ist anfangs ziemlich stark und flaut später ab. Geschlechtsreife Tiere zeigen aber immer noch eine solche, und es ist fraglich, ob die Vermehrung der Haare überhaupt je aufhört. Sie beschränkt sich in den aus-

gewachsenen Stadien vor allem auf die etwas kürzeren Haare gegen den Vorderrand der einzelnen Segmente und auf die Intersegmentalhaare. Die spezifischen Makrochaeten treten schon bei der Neonata auf. Die Zahl dieser gefiederten Haare bleibt, abgesehen vom 10. Abdominalsegment, während der ganzen Entwicklung dieselbe. Auf dem letzten Segment treten sukzessiv

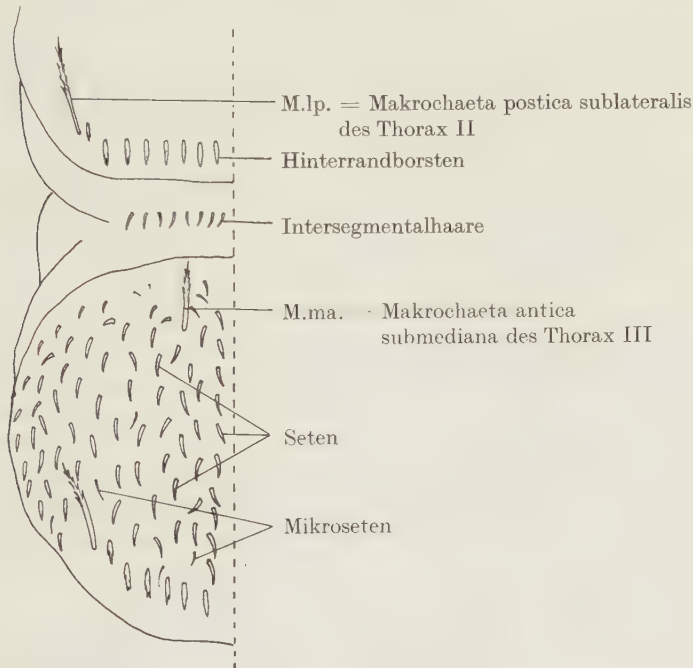


Abb. 12. Die verschiedenen Haartypen. Thorax der *C. silvestrii posterior*.

neue gefiederte Haare auf, die den primären Makrochaeten stark gleichen. Die Intersegmentalhaare fehlen in den larvalen Stadien. Die Proportionen des Körpers bleiben während des Wachstums sozusagen gleich. Die Grösse des Kopfes ist im Verhältnis zur Länge des Rumpfes in den ersten Stadien etwas grösser als in den übrigen. Das Variieren der Kopflänge in den Abbildungen der verschiedenen Stadien ist darauf zurückzuführen, dass die Achse desselben in den verschiedenen Präparaten nicht immer in der gleichen Ebene liegt wie die Rumpfachse, sondern zu dieser leicht abgewinkelt ist und deshalb verkürzt erscheint. Während in den jüngeren Stadien die Haut sozusagen glatt ist, tritt in den späteren eine deutliche Granulierung auf. Die Verteilung

der Körperhaare auf den Segmenten ist nicht streng symmetrisch, jedoch ist die Abweichung auf den Segmenthälften so gering, dass sie vernachlässigt werden kann und ihr in systematischer Hinsicht keine Rolle beigemessen werden kann. Es wurde daher nur die eine Hälfte der verschiedenen Segmente gezeichnet. Die in der Beschreibung verwendeten Bezeichnungen für die verschiedenen Haartypen werden an Hand von Abbildung 12 erklärt.

Sofern nichts erwähnt wird, gilt die folgende Beschreibung nur für *Campodea rhopalota*. Abgesehen von Cerci und Urostermit I des Männchens, verhält sich die Art *C. silvestrii* weitgehend gleich. Sie konnte deshalb zu einigen Ergänzungen beigezogen werden. Als Vergleich wurden am Schluss noch einige Stadien einer andern Art (*C. lubbockii*) angeführt, deren Verhalten aber im Prinzip das gleiche ist.

Die Prolarve

Eine *Campodea* befindet sich während des Schlüpfens noch in einer embryonalen Haut, deren sie sich meist schon während des Schlüpfens oder unmittelbar nachher entledigt. Die Dauer dieses Stadiums ist ausserordentlich kurz. Sie beträgt normalerweise 1–10 Minuten. CONDÉ (1946), welcher dieses Stadium als erster genau beschrieben hat, macht über dessen Dauer keine Angaben. Die prolarvale Haut ist mit feinen Runzeln versehen, umgibt aber das Tier sehr satt, so dass diese viel gedrungener ist als das folgende Stadium der Larva neonata.

Dies tritt vor allem an den Beinen, Fühlern und Cerci in Erscheinung. Die Glieder der Antennen und Cerci sind stark aufeinandergepresst, so dass sie nur als Ringe unter der prolarvalen Haut erscheinen und die Segmentgrenzen kaum erkennen lassen. Die Länge der Beine und Körperanhänge nimmt deshalb nach der prolarvalen Häutung stark zu. Es handelt sich aber dabei mehr um ein Ausstrecken als um eigentliches Wachstum.

	Cerci	Antennen	Femur + Tibia + Tarsus
Prolarve	0,22 mm	0,48 mm	0,30 mm
Neonata.	0,46 mm	0,70 mm	0,42 mm

Die Grösse der Prolarve beträgt 1,2 mm im Durchschnitt, die Breite des Kopfes 0,26–0,27 mm. Mund und After werden durch die Haut verschlossen. Diese prolarvale Haut besitzt ausserordentlich derbe Borsten, die mit der späteren Behaarung

nichts Gemeinsames haben. Die thoracalen Borsten sind zum Teil gegabelt (Abb. 13a). Die medianen Borsten sind grösser als die lateralen. Dadurch, dass durch die prolarvale Haut die Haare des folgenden Stadiums sichtbar sind, kann man leicht erkennen, dass die prolarvalen Haare nicht als Vorgänger der

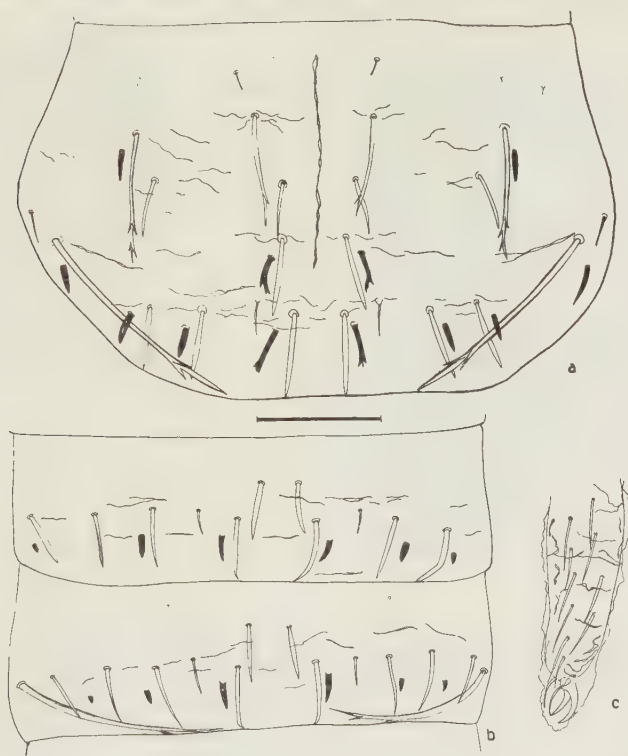


Abb. 13. Prolarve. a Mesotergit, der median bereits den Riss in der prolarvalen Haut aufweist. b Tergite V und VI des Abdomens. c Tarsus. Die prolarvalen Borsten sind schwarz, die Haare der darunterliegenden Haut weiss.

Vergleichsgrösse = 1/20 mm.

späteren betrachtet werden können, wie das bei späteren Häutungen der Fall ist, da sie an ganz anderen Stellen stehen. Am Kopf und den Antennenbasen sind einzelne ganz kurze und konische Borsten vorhanden. Die Verteilung der dorsalen Borsten ist für *C. rhopalota* die folgende:

Thorax I	0	Abdomen I-VI	3+3
II	5+5	VII	2+2
III	6+6	VIII+IX	1+1
		X	2+2

Die Haare der Larva neonata werden durch die prolarvale Haut stark an den Körper angepresst. Die langen Haare der Antennen und Cerci sind gegen die Spitze gerichtet und werden am Cercus, dessen Ende sie überragen, von der spitz auslaufenden Haut satt umgeben (Abb. 15). Die Makrochaeten des Thorax



Abb. 14. Prolarve. Ventralansicht.



Abb. 15. Cerci der Prolarve.

und der hinteren Abdominalsegmente sind medianwärts gelagert und überragen die Segmentgrenzen nicht, sofern die embryonale Haut noch nicht geplatzt ist (Abb. 13a und b). Die Klauen der Tarsen werden von der prolarvalen Haut umgeben, wobei diese keine solchen aufweist (Abb. 13c). Die Cerci des Embryo und der Prolarve sind mehr oder weniger auf der linken Körperseite nach vorn gerichtet (Abb. 4 und 14).

Larva neonata

Da die Neonata das einzige Stadium neben der Prolarve ist, das typische Merkmale besitzt, seien diese hier hervorgehoben. Auf den Antennen fehlen auf den Gliedern 3–6 die Sensillen. Das letzte Antennenglied ist zusammengesetzt. Die Cerci sind auffallend kurz. Während die Exemplare der Art *C. silvestrii* var. *posterior* meiner Sammlung an den Cerci noch gar keine gefiederten Haare aufweisen, sind Haare mit sehr feinen Fiederchen an der Basis der Cerci bei *C. rhopalota* vorhanden. Die

spezifischen Keulenhaare an den Cerci von *C. rhopalota* sind erst sehr schwach ausgebildet und bei einigen Tieren überhaupt noch nicht vorhanden. Die Hinterrandborsten auf den Körpersegmenten sind glatt (Abb. 16) und, wie auch die Seten, länger als im folgenden Stadium. Die Verteilung der Haare geht aus der

Tabelle 17 hervor. Die sieben in der Tabelle dargestellten Tiere stammen aus dem gleichen Gelege. Während die Zahl der Hinterrandborsten bei allen Exemplaren dieselbe ist, weist die Zahl der Seten bereits eine geringe Streuung auf, welche natürlich noch grösser wird, wenn man diese Exemplare mit Tieren anderer Gelege vergleicht. Da die Makrochaeten der spezifischen Zahl entsprechen, wurden sie in der Tabelle weggelassen.

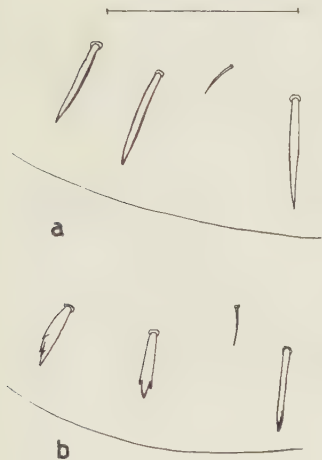


Abb. 16. Hinterrand des Metathorax.

a Larve I mit glatten Hinterrandborsten.

b Larve II mit leicht gekerbten Hinterrandborsten. Vergleichsgrösse = 1/20 mm.

Die verschiedenen Stadien

Der Kopf:

Der Kopf ist etwas breiter als lang. Die Y-förmige Sutur, die sich von den Antennenbasen bis gegen den Hinterkopf hinzieht, ist in allen Stadien deutlich sichtbar und verhält sich in Länge und Form gleich. Jedenfalls kann bei den Arten *C. silvestrii*, *C. rhopalota* und *C. lubbockii* keine Verkürzung derselben im Sinne UZELS (1898) festgestellt werden. Die Länge der vordersten frontalen Makrochaete beträgt bei der Neonata 0,04 mm und in den ausgewachsenen Stadien 0,1 mm. Die Anzahl ihrer Fiederchen nimmt von 3 auf 6–7 zu. Auf der dorsalen Seite liegt quer über den Kopf an seiner breitesten Stelle eine haarlose Zone, die in allen Stadien ausgebildet ist. Hinter diesem Band sind die Haare nach seitwärts gerichtet, vor demselben in einer mittleren Zone medianwärts und in den seitlichen lateralwärts. Auf der oberen wie auf der unteren Seite des Kopfes ist die Haardichte bei der Neonata am geringsten. Sie nimmt mit jeder Häutung zu. Das gleiche gilt für die Sensillen der labialen Sinnesfelder (Abb. 17 und 18).

Die Antennen:

Die Anzahl der Antennenglieder beträgt bei *C. rhopalota* 22, wobei das letzte bei der Neonata zusammengesetzt ist. Bei älteren Tieren gliedert es sich in zwei Segmente, bildet aber bei

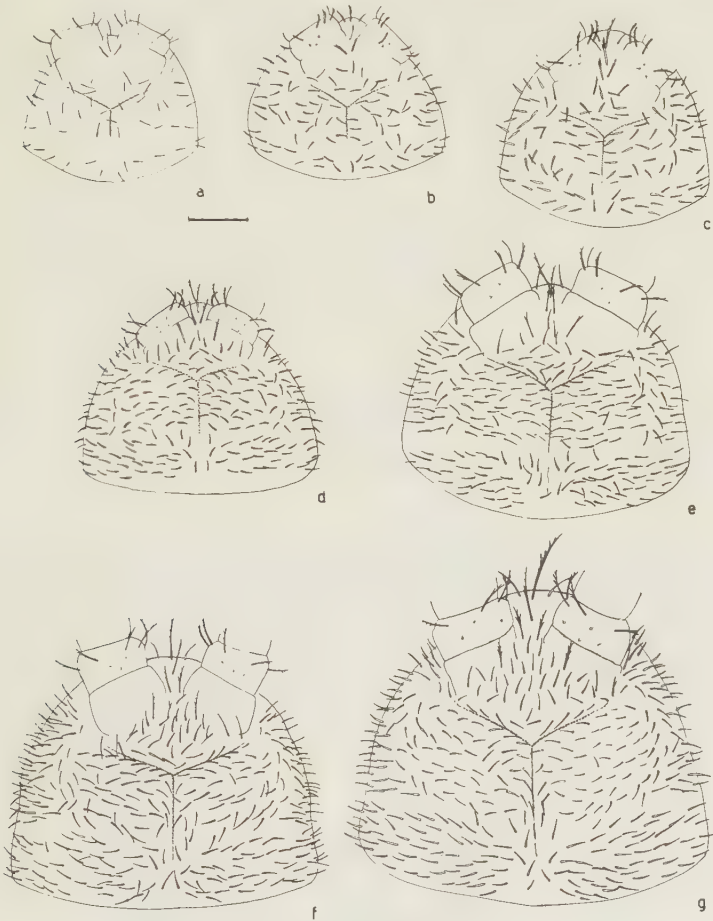


Abb. 17. Kopf, Dorsalansicht.

$a = 1., b = 2., c = 3., d = 4., e = 6., f = 10., g =$ adultes Stadium.

$a-e = C. rhopalota, f+g = C. silvestrii posterior$. Vergleichsgrösse = 1/10 mm.

Regeneraten meist wieder eine Einheit. Die Trichobothrien fehlen der Neonata. Die zweite Larve zeigt wie alle übrigen Stadien die Verteilung, wie sie WOMERSLEY (1928) für *C. fragilis* Mein. beschrieben hat, nämlich 2 auf den Gliedern 3 und 6 und 3 auf

den Gliedern 4 und 5. Die kleinen Haarstiftchen auf dem Basalglied sind stets vorhanden, und zwar sind es deren meist vier.

Der Thorax:

Die Proportionen der thorakalen Tergite bleiben durch alle Stadien hindurch dieselben. Die Verteilung der Haare im ersten Stadium geht aus Tabelle 17 hervor. Die Stadien I und II weisen nur zwei Mikroseten auf, die neben der submedianen Setenreihe

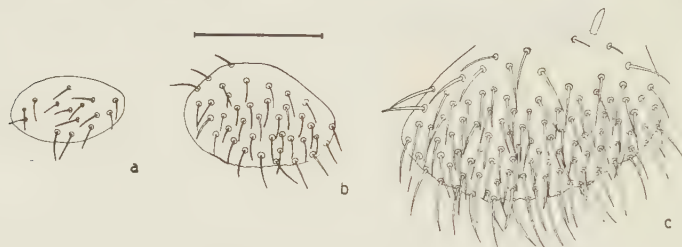


Abb. 18. Labiales Sinnesfeld.

$a = 1.$, $b = 4.$, $c = 10.$ Stadium. b von *C. rhopalota*,
 $a + c$ von *C. silvestrii posterior*. Vergleichsgrösse = $1/20$ mm.

und etwas vor den Hinterrandborsten stehen. In den folgenden Stadien findet neben dem starken Körperwachstum auch eine intensive Vermehrung der Haare statt. Mit dem 10. bis 11. Stadium ist die Haardichte der ausgewachsenen Stadien nahezu erreicht. Die Seten, die im ersten Stadium relativ lang sind, nehmen zuerst an Länge stark ab und werden dann sukzessive immer länger. Ebenso verhalten sich die Hinterrandborsten.

Länge der median-
caudalsten Seta des
Thorax II in mm

0,035–0,04
0,024
0,028
0,03
0,036
0,038–0,04

Stadium

I
II
III
IV
V
X

Länge der mediansten
Hinterrandborste des
Thorax II in mm

0,03–0,035
0,028
0,024
0,028
0,032
0,044

Die Hinterrandborsten des ersten Stadiums sind glatt. Die Kerbung tritt zuerst bei den lateralsten Borsten auf. Sie nimmt mit jeder Häutung an Deutlichkeit zu, und immer mehr von den weiter median stehenden Borsten werden davon ergriffen. In den adulten Stadien sind höchstens noch die mittleren ganz

glatt. Auch diese Haarform zeigt eine starke Vermehrung. Weit weniger stark ist dieselbe bei den Mikroseten. Auf dem Thorax II und III stehen schliesslich am Hinterrande 6 und über die Tergite zerstreut weitere 6–8 Mikroseten. Die Fiederzahl der Makrochaeten nimmt mit der Häutungszahl etwas zu (Abb. 19).

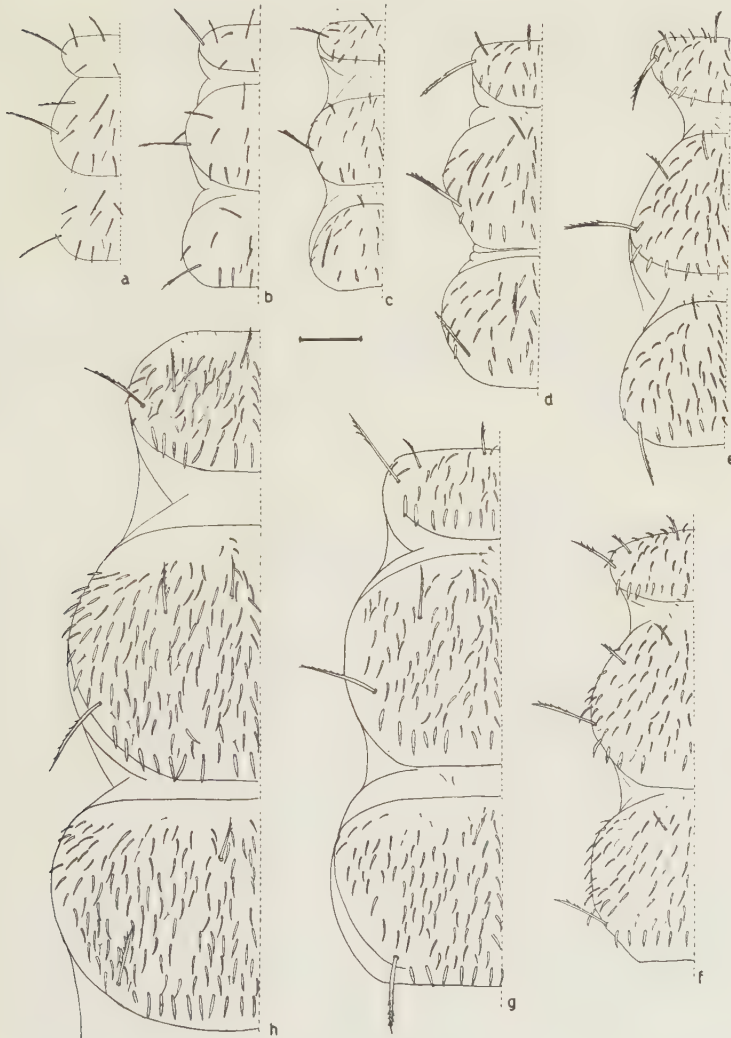


Abb. 19. Thorax.

$a = 1.$, $b = 1.$, $c = 2.$, $d = 3.$, $e = 4.$, $f = 5.$, $g = 7.$, $h = 10.$ Stadium.
 $b-g$ von *C. rhopalota*, $a+h$ von *C. silvestrii posterior*. Vergleichsgrösse = 1/10 mm.

Die Beine:

Die Länge der Tarsen in den verschiedenen Stadien geht aus Tabelle 18 hervor. Die Haare sind mehr oder weniger in Längsreihen angeordnet. Die Vermehrung der Haare findet zuerst innerhalb derselben statt. Die Neonata weist am Tarsus in einer Reihe 6–7 Haare auf, die ausgewachsene Form 11–12. In spätern Stadien treten auch Haare zwischen den Reihen auf, so dass bei alten Tieren schliesslich auch mehr Haarreihen vorhanden sind. (Abb. 20).

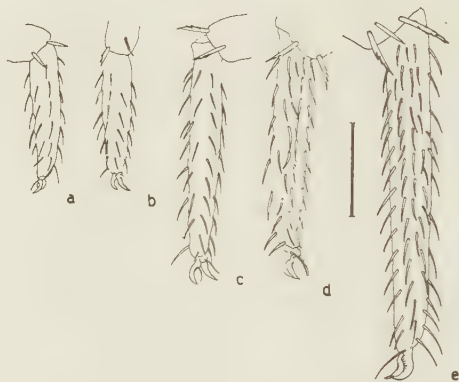


Abb. 20. Tarsus des Metathorax.

$a = 1.$, $b = 2.$, $c = 4.$, $d = 5.$, $e =$ adultes Stadium von *C. rhopalota*.

Vergleichsgrösse = 1/10 mm.

Abdominale Tergite:

Im ersten Stadium zeigen sich neben den Hinterrandborsten in den vordern Segmenten nur 2–4 Seten, die nahe der Mittellinie stehen. Diese sind etwas länger als im folgenden Stadium. Schon das zweite Stadium weist Seten über die ganze Breite der Tergite auf, und mit dem Längerwerden derselben mit den folgenden Häutungen vermehren sich die Seten auch in der Längsrichtung. Die Hinterrandborsten sind zuerst glatt und zeigen eine Kerbung, wie beim Thorax, zuerst an den seitlichen Borsten. Die Mikroseten vermehren sich zu einer lockeren Reihe unmittelbar vor den Hinterrandborsten. Die Neonata weist deren zwei auf, die links und rechts neben der Mittellinie stehen. Die späteren folgen immer weiter lateralwärts (Abb. 21). Die stärkste Veränderung erfährt das zehnte Abdominalsegment. Es sind primär 4+4 Makrochaeten vorhanden, von denen 1+1 lateral, 1+1 submedian und 2+2 am Hinterrande stehen. Neben

diesen weist das Tergit noch 3+3 lange Seten auf, von denen die lateral am Hinterrand stehende oft schon feine Fiederchen trägt.

Stadium II: Es treten hier schon stärkere Schwankungen auf. Neben den 8 ursprünglichen Makrochaeten ist jetzt die hinterrandständige Seta deutlich gefiedert, so dass scheinbar 5+5 Makrochaeten vorhanden sind. Die Anzahl der Seten beträgt 4+4 und 1 mediane, die oft mehr oder weniger gefiedert ist.

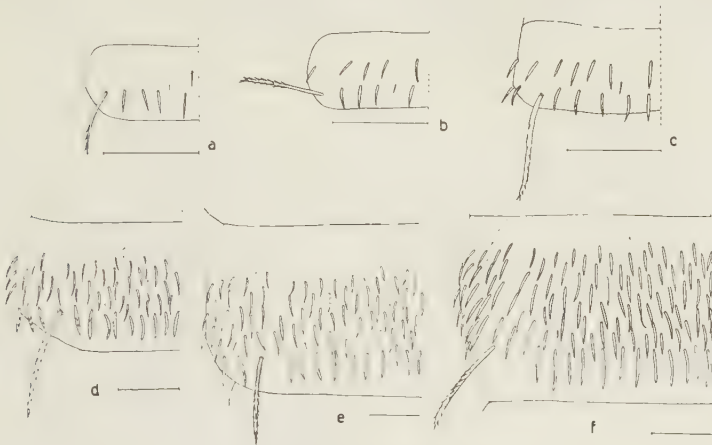


Abb. 21. Tergit VI des Abdomens.

$a = 1.$, $b = 2.$, $c = 3.$, $d = 6.$, $e = 10.$, $f =$ adultes Stadium.

$a-d$ von *C. rhopalota*, $e+f$ von *C. silvestrii posterior*. Vergleichsgrösse = 1/10 mm.

Stadium III: Eine weitere hinterrandständige Seta wurde durch eine deutlich gefiederte Makrochaete ersetzt, so dass jetzt 6+6+1 mediane Makrochaete vorhanden sind. Die mediane ist allerdings noch meist ziemlich schwach gefiedert.

Stadium IV: Es besitzt 7+7 bis 8+8 Makrochaeten, worunter solche auftreten können, die im vorhergehenden Stadium auch nicht als Seten vorhanden waren. Die Seten vermehren sich auf 7+7 bis 8+8+1 weitere mediane, die weiter cephal vor die erste mediane Seta zu stehen kommt. Diese letztere ist jetzt meist deutlich gefiedert.

Stadium V: Es zeigt eine weitere Vermehrung der Makrochaeten und Seten, wobei meist glatte Haare der Larve IV jetzt Fiederchen tragen. Es sind 9+9 bis 10+10+1 mediane Makrochaete.

Stadium VI und VII weisen zirka 11+11 Makrochaeten auf.

Stadium X und XI: Die Vermehrung der Makrochaeten und Seten hat sich stark verlangsamt. Das zehnte Stadium besitzt

11+11 bis 12+12 deutlich gefiederte Haare und 1+1 bis 3+3 nur fein barbelierte.

Ausgewachsene Tiere weisen oft überhaupt keine glatten Haare mehr auf. Sie besitzen bis 20+20 gefiederte Haare, wobei

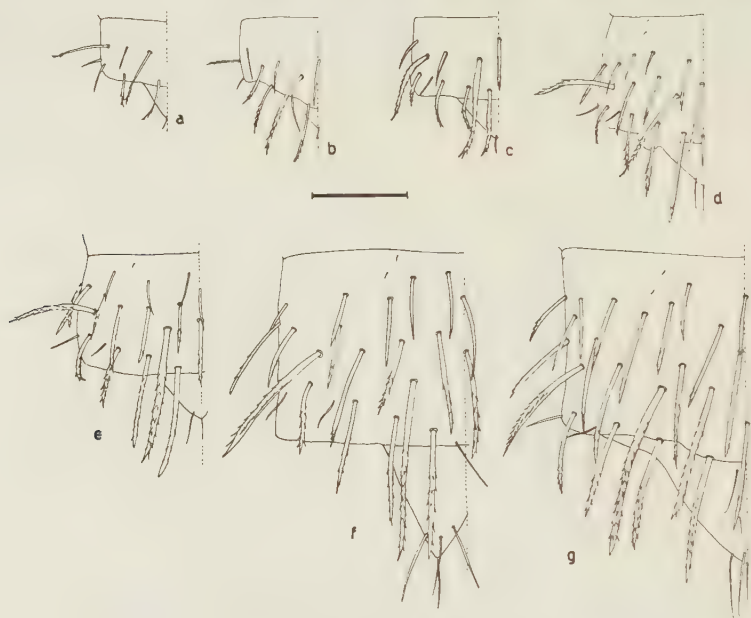


Abb. 22. Tergit X des Abdomens.

a = 1., b = 2., c = 3., d = 4., e = 6., f = 10., g = adultes Stadium.
a-e von *C. rhopalota*, f+g von *C. silvestrii posterior*. Vergleichsgrösse = 1/10 mm.

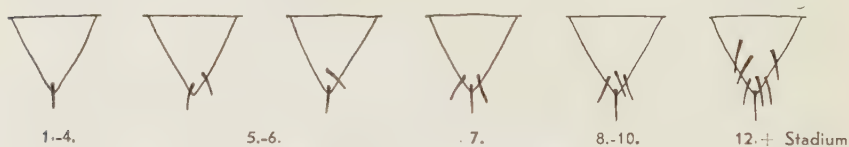


Abb. 23. Lamina supraanalis.

die 8 primären Makrochaeten die kräftigsten sind. Diese zeigen oft drei bis vier Reihen von Fiederchen über beinahe die ganze Länge des Haares. Sind noch Seten vorhanden, so stehen diese am Vorderrande des Tergiten, wo auch bei den übrigen Segmenten jeweils die jüngsten Haare auftreten (Abb. 22).

Lamina supraanalis: In den ersten vier larvalen Stadien ist nur eine Mikrosete an der Spitze der Lamina vorhanden. Die Larve V zeigt deren 1 bis 2, wobei die zweite entweder median oder auch seitlich steht (Abb. 23). Die Larve VI weist auch zwei

Mikroseten auf und das Stadium VII 2 bis 3, die, sofern drei Haare vorhanden sind, eine symmetrische Stellung innehaben. Das Stadium X besitzt meist vier Haare, welche ziemlich apical stehen, und in den späteren Stadien kommen zu diesen noch weitere hinzu, deren Stellung oft ziemlich asymmetrisch ist.

Cerci:

Die Cerci der Neonata sind verhältnismässig viel kürzer als die Cerci der folgenden Stadien. Ihre Kürze beruht auf der geringen Anzahl von Gliedern. Die einzelnen Glieder sind aller-



Abb. 24.

Cerci der Neonata von *C. silvestrii posterior*.

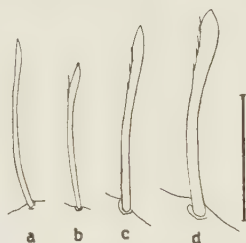


Abb. 25. Keulenhaar am Cercus von *C. rhopalota*.

$a = 1.$, $b = 2.$, $c = 3.$, $d = \text{adultes Stadium}$.

Vergleichsgrösse = 1/20 mm.

dings etwas länger als diejenigen der übrigen Stadien. Sie sind nur wenig gegeneinander abgesetzt, so dass der Cercus eine ziemlich starre Einheit bildet (Abb. 24). Das Verhältnis Körperlänge zu Cercuslänge ist für die verschiedenen Stadien das folgende:

Stadium	Körper (mm)	Cercus (mm)	<u>Körperlänge</u> Cercuslänge
I	1,4	0,44	31
II	1,4 1,5	0,6 0,8	23 18
III	1,6 1,7	0,8 1,0	20 17
IV	1,9 2,1	1,5 1,6	12 13
adult	4,4 4,6	3,5 3,6	12 12

Das erste Stadium von *C. rhopalota* weist nur wenige ganz fein gefiederte Haare auf, die alle auf dem ersten Glied stehen. Die Keulenhaare sind nur ganz schwach ausgebildet (Abb. 25).

Die Neonata der beiden Arten *C. silvestrii* und *C. rhopalota* sehen sich daher sehr ähnlich. Allerdings scheint erstere nie gefiederte Haare aufzuweisen. Der stark wachsende Cercus zeigt in den folgenden Stadien immer mehr gefiederte und glatte Haare, und die Keulenhaare werden apical immer breiter. In diesen Stadien ist der Cercus auch deutlich segmentiert.

Sternit I des Abdomens:

Das erste Stadium zeichnet sich allermeist dadurch aus, dass neben den 6–6 Makrochaeten keine Seten vorhanden sind. Nur



Abb. 26. Urosternit I.

$a = 1.$, $b = 2.$, $c = 4.$ (♀), $d = 10.$ (♀), $e-h =$ adultes Stadium.
 $e+g = ♂$, $f+h = ♀$; $a-c$ und $g+h$ von *C. rhopalota*, $d-f$ von *C. silvestrii*.
 Vergleichsgrösse = 1/10 mm.

auf den Anhängen sitzen wenige glatte Haare. Im zweiten und dritten Stadium treten immer mehr Seten auf. Für Männchen und Weibchen ist in dieser ersten Zeit die Entwicklung dieselbe. Beim Weibchen findet in den folgenden Stadien lediglich eine weitere Vermehrung der Seten statt, wobei auch die Haardichte an den Beinstummeln zunimmt.

Beim Männchen entwickeln sich am Hinterrande des Sterniten typische Haare. Sie sind kurz und schlank und besitzen an ihrer Basis einen relativ grossen Basalring. Die ersten dieser Härchen zeigen sich nach drei bis vier Häutungen. Sie stehen zuerst meist nur auf einer Reihe. Nach zwei bis drei weiteren Häutungen bilden sie bei *C. silvestrii* ein zusammenhängendes Band von mehreren Haarreihen zwischen den Anhängen. Bei *C. rhopalota* sind sie auf zwei etwas vorgewölbte Felder median von den Appendizes beschränkt. Auf einer terminalen Zone der Anhänge bildet sich ebenfalls ein Feld von diesen Haaren. Wenige Häutungen vor der Geschlechtsreife findet eine Deformation dieser rudimentären Beine statt, so dass diese nicht mehr zapfenförmig erscheinen wie beim Weibchen, sondern medianwärts ausgezogen sind. Dadurch wird die terminale Zone mit den Sinneshaaren vergrössert. Das Auftreten dieser sekundären Geschlechtsmerkmale findet meist erst eine bis drei Häutungen nach dem Erscheinen der Geschlechtspapille statt (Abb. 26).

Für *C. silvestrii* zeigt Abbildung 6a und b wie weit einerseits die Geschlechtspapille beim Auftreten der ersten Geschlechtshaare am ersten Urosterniten entwickelt ist und andererseits wie verschieden diese Haare erscheinen können. Abbildungen 6c und d zeigen das Aussehen nach der nächsten Häutung, wo die Geschlechtshaare schon sehr zahlreich sind, aber die Deformation der Beinstummel noch nicht begonnen hat.

Sternit VIII des Abdomens:

Das achte Sternit besitzt keine Styli. Das Tergit reicht bis auf die Unterseite des Segmentes. Das Sternit ist deshalb relativ schmal. Es besitzt primär zwei Makrochaeten und im ersten Stadium noch keine Seten. Nach der dritten bis vierten Häutung entsteht auf der Grenze zwischen Tergit und Sternit, die durch eine mehr oder weniger haarlose Zone markiert ist, eine barbelierte Borste. Bei ausgewachsenen Tieren sind die lateral am Hinterrand stehenden Haare oft fein gefiedert (Abb. 27).

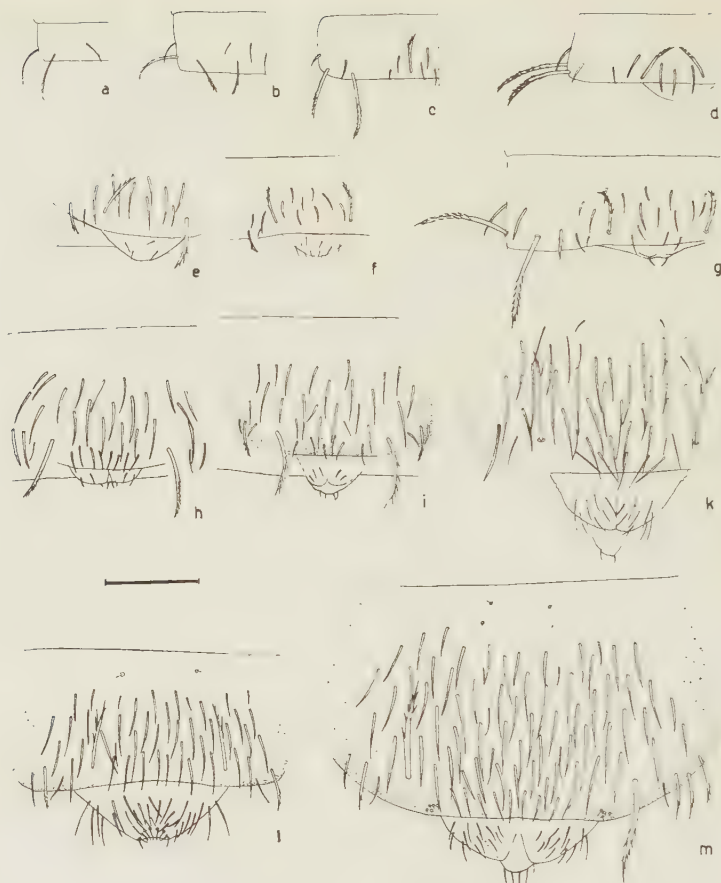


Abb. 27. Urosternit VIII.

$a = 1.$, $b = 2.$, $c = 2.$, $d = 3.$ (♂), $e = 4.$ (♂), $f = 4.$ (♂), $g = 4.$ (♀),
 $h = 5.$ (♀), $i = 7.$ (♀), $k = 10.$ (♀), $l = \text{adultes}$ (♂), $m = \text{adultes}$ (♀) Stadium.
 $a-i$ und $l+m$ von *C. rhopalota*, k von *C. silvestrii posterior*.

Vergleichsgrösse = $1/10$ mm.

Die Geschlechtspapille:

Genaue Angaben über die Länge der Papille in den verschiedenen Stadien zu machen, ist nicht ganz einfach, da sie bis zu einem gewissen Grade unter den achten Sterniten zurückgezogen werden kann, was in der Narkose oder bei Präparation nicht selten geschieht. Die männliche Papille wird meist in einem früheren Stadium sichtbar als die weibliche. Die Entwicklung beider Papillen erstreckt sich über mehrere Häutungen. Wie die Tabellen 3 und 4 zeigen, scheint ihr erstes Erscheinen nicht an

eine bestimmte Häutung gebunden zu sein. In den drei ersten Larvenstadien war nie eine solche vorhanden; im vierten konnte sie aber beim Männchen meist schon nachgewiesen werden, wobei sie schon verschiedene Entwicklungsgrade aufweist. Die männliche Papille besitzt bei ihrem ersten Erscheinen oft schon einige wenige Haare. Die terminalen Sinneshaare, die später die Geschlechtsöffnung umgeben, fehlen zwar noch. Sie treten im Laufe der nächsten Häutungen auf, während denen die Papille

an Grösse rasch zunimmt. Das geschlechtsreife Männchen besitzt eine kegelförmige Papille, an deren abgerundetem Ende sich die Öffnung befindet, umgeben von einem Kranz von Sinneshaaren. Eine mehr oder weniger deutliche, sehr feine Linie grenzt diese apicale Zone von der übrigen Papille ab. Der übrige Teil ist mit feinen Haaren besetzt, die mehr oder weniger der Geschlechtsöffnung zugekehrt sind (Abb. 28 a).

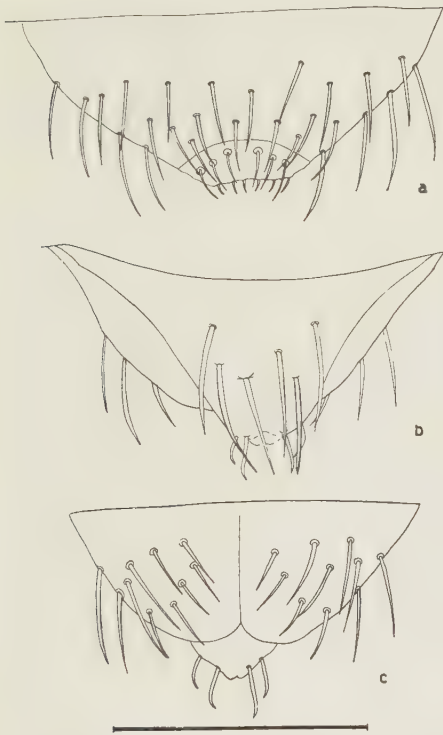


Abb. 28. Geschlechtspapille.
a ventrale Ansicht des Männchens,
b dorsale und c ventrale Ansicht
des Weibchens der *C. silvestrii posterior*. Vergleichsgrösse = 1/10mm.

Die weibliche Papille erscheint zuerst als flacher Anhang unter dem 8. Sterniten. Sie besteht aus drei Lappen: einem dorsalen und zwei ventralen. Diese letzteren sind durch eine feine Linie voneinander getrennt, die apical als eine deutliche Kerbe endet. An der Spitze des dorsalen Lappens stehen oft schon beim ersten Erscheinen zwei, selten drei Haare. Der übrige Teil ist noch ganz unbehaart. Die Behaarung nimmt im Laufe der nächsten Stadien an allen Teilen zu. Im geschlechtsreifen Stadium bildet der dorsale Teil einen flachen Kegel mit abgerundeter Spitze. Er ist auf seiner dorsalen Seite behaart (Abb. 28 b).

Die beiden ventralen Teile sind zusammen breiter und in der Regel weniger lang. Allerdings dürften alle drei Teile gegeneinander verschiebbar sein, da der dorsale Teil in einigen Präparaten kürzer erscheint. Während der dorsale Lappen relativ massiv und stärker chitinisiert ist, sind die ventralen Lappen nur schwach und sind viel dünner, so dass die mediane Grenze äusserst schwer zu erkennen ist. Sie können etwas auseinander gespreizt werden, was bei der Aufnahme der Spermatophore oder bei der Eiablage eine Rolle spielen dürfte. Die Haare der beiden ventralen Lappen sind mehr oder weniger gegen die Spalte gerichtet. Im allgemeinen sehen die Haare der Geschlechtspapille den Seten sehr ähnlich, sind aber kürzer und dünner. Das Sternit des achten Segmentes wird bei voll ausgebildeter Papille etwas nach unten gewölbt.

Stylus:

Die Styli der gezüchteten *C. rhopalota* entsprechen ungefähr der Beschreibung von DENIS. Es sind im ersten Stadium neben der apicalen Borste nur 4–5 glatte Haare vorhanden, von denen nur eines gegabelt ist. Während den folgenden Stadien findet eine Vermehrung der Haare statt, bis bei der ausgewachsenen Form 9–10 Haare vorhanden sind. Bei älteren Larven erscheint ein weiteres gegabeltes Haar, dessen abzweigender Ast aber wesentlich feiner ist, als dies beim primär gegabelten Haar der Fall ist.

Für *C. rhopalota* wurden in Tabelle 18 einzelne Werte hervorgehoben. Sie zeigen einerseits das Wachstum verschiedener Körperteile über mehrere Stadien und andererseits die Zunahme der Haardichte am Kopf und je einem thoracalen und abdominalen Segment.

Campodea lubbockii

Die Veränderungen während des Wachstums verhalten sich bei dieser Art ganz analog. Die geringen Unterschiede werden hier kurz hervorgehoben.

Am Kopf können die beiden Borsten, die links und rechts vom Hinterende der Y-förmigen Sutura stehen, bei älteren Stadien apical etwas gekerbt sein.

Der Thorax besitzt Seten und Makrochaeten von viel plumperer Form. Es treten hier früher als bei *C. rhopalota* zwischen Thorax II und III einige Intersegmentalborsten auf, die in der ausgewachsenen Form schliesslich auch zahlreicher vorhanden sind.

Tabelle 18. Übersicht über Wachstum und Behaarung bei *C. rhopalota*

Stadium	Kopf		Metathorax				Abdomen		Körpergrösse
	Breite (mm)	Zahl der Seten längs Y-Naht	Länge (mm)	Zahl der Seten längs Mittellinie	Zahl der Hinterrandborsten zwischen Ma. lp.	Tarsus Länge (mm)	Zahl der Hinterrandborsten zwischen Ma. lp. Tg. VI	Länge der Anhänge des 1. Sterniten (mm)	
I	0,28	4	0,14	2-3	6	0,14	8	0,04	1,3
II	0,3	4-5	0,16	3-4	8	0,15	10	0,04	1,3-1,4
III	0,33	6-7	0,19	4-5	8	0,18	10	0,06	1,6-1,7
IV	0,37	8	0,25	7-8	8-10	0,20	10-14	0,07	1,8-2,0
V	0,39	8-9	0,28	7-9	10-12	0,23	10-16	0,07	2,2-2,4
VI	0,43	9-10	0,31	9-10	10-14	0,24	12-16	0,08	2,5-2,8
VII	0,49	11-12	0,35	10-11	12-14	0,25	15-18	0,08	2,8-3,1
XI	0,64	11-12	0,40	11-14	12-15	0,28	18-20	0,1	3,6-4,0
Adult	0,68	11-12	0,48	12-14	14-16	0,36	20-22	0,12	4,4-4,8

Das zehnte Abdominalsegment zeigt auch bei *Campodea lubbockii* eine Vermehrung der gefiederten Haare, so dass bei ganz alten Exemplaren glatte Haare beinahe vollständig fehlen. Es wurde jedoch kein Tier gefunden, bei dem keine Seten mehr vorhanden waren.

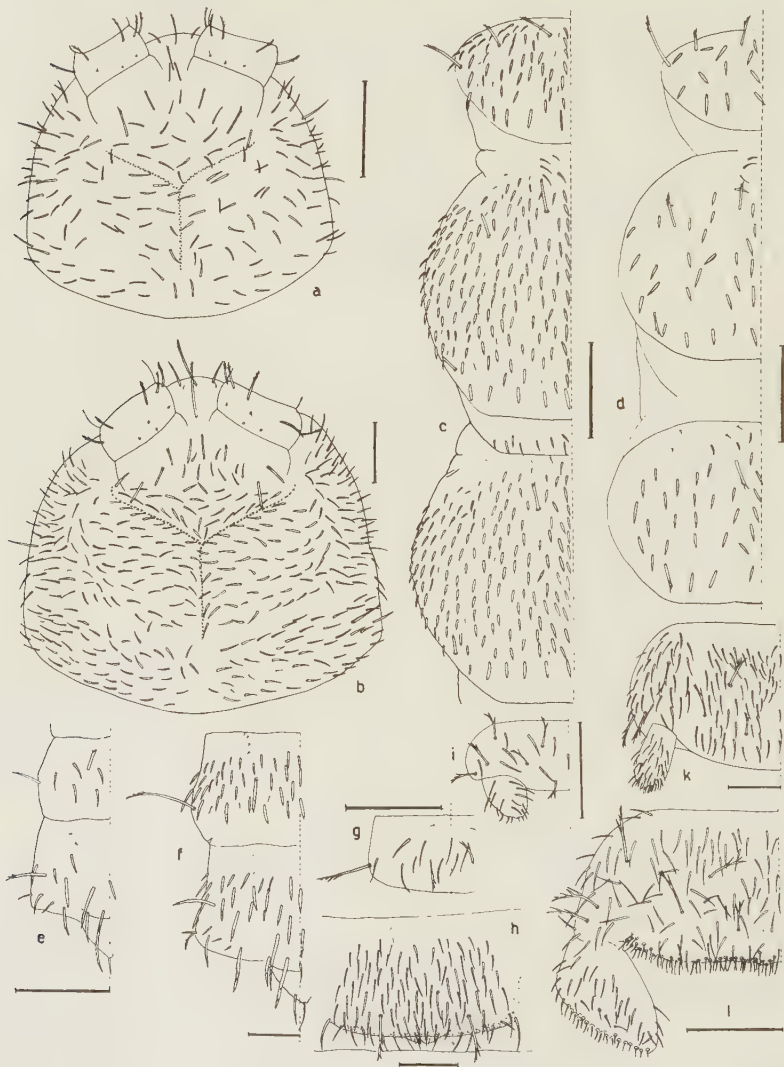


Abb. 29. *Campodea lubbockii*.
 a, b Kopf; c, d Thorax; e, f Tergit IX und X des Abdomens;
 g, h Urosternit VIII; i, k, l Urosternit I, k ♀, l ♂; a, d, e, g, i Stadium 2;
 b, c, f, h, k, l adultes Stadium. Vergleichsgrösse = 1/10 mm.

Bei *Campodea lubbockii* stehen nur selten mehr als drei Seten auf der Lamina supraanalis.

Die Geschlechtsmerkmale am ersten und achten Sterniten des Abdomens entwickeln sich in gleicher Weise wie bei *C. rhopalota*. Allerdings bleibt die Geschlechtspapille des Weibchens auch in den ausgewachsenen Stadien viel kürzer als bei den oben beschriebenen Arten, wogegen die Papille des Männchens die gleiche Grösse erreicht (Abb. 29).

In der Abbildung 29 wurde das zweite Larvenstadium einem adulten Stadium gegenübergestellt.

DAS PERIODISCH GESAMMELTE MATERIAL

Zur Untersuchung des Lebenszyklus von *Campodea* in der freien Natur wurde eine in der Umgebung von Basel sehr häufig vorkommende Art gewählt: *Campodea silvestrii*, und zwar wurde sie von CONDÉ als die Variation «*posterior*» Silv. 1946 bestimmt. Die Untersuchungen erstrecken sich vom Juli 1953 bis Dezember 1954, wobei die Monate August 1953 und Januar/Februar 1954 weggelassen wurden. Da die Fangausbeute in den beiden Wintermonaten sehr gering war, weil der Boden fast immer gefroren war, was ein Sammeln der Tiere beinahe unmöglich macht, wurde darauf verzichtet, dieselben in die Tabellen aufzunehmen, weil ihre Zusammensetzung nach Männchen, Weibchen und Larven bei zu wenig Exemplaren eine allzu zufällige ist. Im ganzen wurden in den übrigen Monaten 1373 Tiere gesammelt. Die beiden Arten *C. lubbockii* und *C. remyi* wurden lediglich zu Vergleichszwecken während des Sommers 1954 untersucht und in wesentlich geringerem Masse gesammelt. Es sind daher nur die Ergebnisse von *C. silvestrii posterior* von Bedeutung, da diese statistisch am gesichertsten sind. Es ist allerdings wahrscheinlich, dass diese Resultate nicht für jedes Jahr die gleichen sein dürften, da die Entwicklung wie die Eiablage sehr stark von den Witterungsverhältnissen abhängen. Während der Herbst 1953 ein relativ milder war, so war der Sommer 1954 ziemlich kühl und reich an Niederschlägen. Ebenso war der Herbst 1954 etwas kühler als derjenige des Vorjahres.

Die Tabelle 19 ist eine Zusammenstellung des gesamten gesammelten Materials, wobei die einzelnen Tiere bei der entsprechenden Körpergrösse (exkl. Antennen und Cerci) eingetragen wurden. Die Larven, ausser wenigen Ausnahmen, fallen alle in den Grössenbereich von 1,4–2,5 mm. Viele Tiere werden entsprechend ihren äusseren Geschlechtsorganen schon vor dem

Tabelle 19.

Grösse mm	Juli			Sept.			Okt.			Nov.			Dez.			März			April			Mai		
	♂	♀	L	♂	♀	L	♂	♀	L	♂	♀	L	♂	♀	L	♂	♀	L	♂	♀	L	♂	♀	L
1,3			4												1									1
1,4			7			1			1			7			1									
1,5			1			1			5			4			2									5
1,6			4			6			14			13			7					1				4
1,7			4			4			8			8			5					1				3
1,8			3			5			15			13			7			4		1				2
1,9						5			8			3			4			4		1				2
2,0			5			9			12			15			8			7						7
2,1			1			5			7			12			4			5		1	1	1	1	8
2,2			3			6			5			5			5			7		4	4	1	12	
2,3	1		1				2		4			3					1	2		3	6	1	8	
2,4	4	1				2	3			1			1	1			2	1			6	2		
2,5	6	2	1	2	2	2	2		1	1	2	1	2	2		3	5	1	4	5		6	3	1
2,6	3	2		3		1	1	1		1	1		1	2		1	4		3	4		8	7	
2,7		2		1			3	2		1	1				1	4		2	1		3	3		
2,8		3			1		1	1			1		1	3		1			1		5	4		
2,9		2		1	4					1	2			1			1			1		3	4	
3,0		4		2	5		1	1			4			1		3	2		4	5		4	7	
3,1		2			1		1	1		2					1	1		1	3		3	6		
3,2		3			1		1	1			2				2	1			2			5		
3,3		1			2				1							1			1		2	2		
3,4		1														1	1					3		
3,5																2	1			1		4		
3,6		1		1													1		1	3		2		
3,7		1						1														2		
3,8		1																				1		
3,9																	2					2		
4,0+					1												1		2	1		1		
Total	14	26	34	10	17	47	15	8	80	7	14	84	5	10	44	16	27	31	18	27	12	51	61	53

Zusammenstellung des monatlich gesammelten Materials nach Grösse und Geschlecht

Juni			Juli			August			Sept.			Okt.			Nov.			Dez.			Grösse mm
♂	♀	L	♂	♀	L	♂	♀	L	♂	♀	L	♂	♀	L	♂	♀	L	♂	♀	L	
					4			5			6			1			3				1,3
		2						5			6						4				1,4
		4			1			1			4			2			5				1,5
		7			1			4			10			1			11		3		1,6
		7			1						12			3			6		1		1,7
		7			3						14			5			9		7		1,8
		7									11			3			6		3		1,9
		13			5			2			11			8			13		5		2,0
1		11	1		4			3			5			3			8		6		2,1
8	3	4	1		6			2			5			5	1	2			2		2,2
6	4	3	4		3	1		1	1		1			1	1	1		1		1	2,3
8	3	2	6	3	1		2	2	1	1	1			2	2	2		1		2	2,4
5	9		5	5		5	2		2	2				1	3	3				2	2,5
3	5		5	3		3	1		1			2				2		1	2	1	2,6
3	3		3	3		2	3		3	2					4				1		2,7
4	3		3	3		1	3		2	1		2	2		6	2					2,8
1	4		2	6			1		1						2	1			1		2,9
1	5			8		1	4		2	2		1	1			1		2			3,0
	5		2	7			2		1				1		1	1		1	1		3,1
	2		1	4		1	2			2		1	3			1		1	2		3,2
	1		1	1			2			1						1		1			3,3
	1			2			1			3						1		2			3,4
	3		1	1						1					1						3,5
			1	2			2							1							3,6
							1			1											3,7
							1														3,8
	1									2											3,9
																					4,0+
40	52	67	36	48	29	14	28	25	14	18	86	6	10	35	19	18	67	10	7	33	1373

Erreichen einer Grösse von 2,5 mm «geschlechtsreif». Es sind vor allem Männchen, die, verglichen mit Zuchtexemplaren, noch relativ klein ein adultes Aussehen erhalten. Das Auftreten kleiner Männchen und Weibchen ist aber nicht über das ganze Jahr gleichmässig verteilt. Es beschränkt sich sozusagen nur auf die Monate Mai, Juni und Juli. Es wäre möglich, dass die kühle Witterung des Frühjahrs 1954 das Wachstum durch Verlängerung der Häutungsintervalle so stark hemmte, dass die Tiere geschlechtsreif wurden, bevor der Körper eine «normale» Grösse erreicht hat. Es sind 28 % aller untersuchten Männchen und 9 % aller Weibchen, die kleiner sind als 2,5 mm.

Die Grösseneinteilung der Tabelle 20 beruht auf der Annahme, dass nach einem Grössenzuwachs von einem Millimeter

Tabelle 20. Verteilung auf verschiedene Grössenklassen

Grösse:	1,4–2,4	2,5–2,9	3,0–3,4	3,5+	Total
♂	60	114	42	8	224
♀	28	120	108	40	296
Larven	432	6	0	0	438
Total	520	240	150	48	958

mit 2,4–2,5 mm Körpergrösse die larvale Periode in bezug auf die äusseren Geschlechtsorgane abgeschlossen ist und dass 3,5 mm ungefähr jene Grösse darstellt, die vom Männchen kaum überschritten wird. Der Millimeter zwischendrin von 2,5 bis 3,5 mm wurde halbiert, um innerhalb desselben die Verteilung besser kenntlich zu machen. Es wurden in dieser Tabelle nur Tiere des Jahres 1954 berücksichtigt. Wie weit die Tiere der ersten Klasse von 1,4–2,4 mm physiologisch geschlechtsreif sind, bleibt eine offene Frage. Wohl kann man bei besonders günstigen Präparaten der in Fehlmannscher Lösung eingebetteten Tiere oft die Umrisse der inneren Geschlechtsorgane erkennen, jedoch kann über deren Reifegrad nichts ausgesagt werden. «Geschlechtsreif» bedeutet in diesem Abschnitt, dass die Tiere in bezug auf die äusseren Geschlechtsmerkmale den geschlechtsreifen Formen entsprechen. Auf Grund des vorhergehenden Kapitels, wo festgestellt wurde, dass die physiologische Geschlechtsreife erst nach der vollen Ausbildung der äusseren Organe eintritt, darf mit einiger Sicherheit angenommen werden, dass die Tiere der ersten Klasse physiologisch noch nicht reif sind.

Wir können an Hand der Tabelle 19 feststellen, dass beim Sammeln der Tiere die ganz kleinen Larven des ersten und zweiten Stadiums teilweise übersehen wurden, da sie im Verhältnis zu den grösseren Larven etwas schwächer vertreten sind. Wenn wir diesen Ausfall miteinberechnen, so ist ohne weiteres zu erkennen, dass die Grössenklasse von 1,4–2,4 mm mit total 520 Tieren grösser ist als die übrigen drei zusammen. Diese Klassen werden mit zunehmender Körpergrösse immer kleiner. Falls diese Verteilung der beinahe tausend Tiere der effektiven entsprechen sollte, so zeigt es sich, dass viele Larven das adulte Stadium überhaupt nicht erreichen. Ferner gehen die geschlechtsreifen Tiere viel früher zugrunde als in der Zucht. Nur 21% überschreiten eine Grösse von 3,0 mm, welche von den ab ovo aufgezogenen Tieren in meiner Zucht von fast allen überschritten wurde. Dass aber schliesslich in freier Natur ähnliche Grössen erreicht werden können wie bei den gezüchteten Exemplaren, beweisen wenige Weibchen, die eine Grösse von 4 mm überschritten haben. Bei diesen dürfte es sich um zweijährige Tiere handeln. Sie machen, bezogen auf das Ganze, nur 5% aus. Gemäss den Zuchtresultaten, wo nahezu 100% aller weiblichen Larven diese Grösse erreichten, müsste theoretisch diese Klasse viel grösser sein, besonders wenn man bedenkt, dass hier das Wachstum aufhört und die Tiere monatelang in dieser Grössenordnung bleiben, während die erste Klasse bei wärmerer Temperatur in zwei Monaten durchschritten ist. Für diese, die Zuchtresultate geradezu widersprechende Verteilung auf die verschiedenen Grössenklassen konnte bis jetzt noch keine befriedigende Erklärung gefunden werden. Die Hauptursachen eines frühen Todes dürften vor allem die vielen Feinde sein. Räuberische Käferlarven, Myriapoden und Spinnen setzen den älteren Tieren sicher stark zu. Die kleineren und flinkeren Larven, die in ausserordentlich engen Erdspalten Zuflucht nehmen können, sind diesen Räubern in viel geringerem Masse ausgesetzt. Ferner könnte sich die ungünstige Witterung des Jahres 1954 mit den vielen Niederschlägen für manches Tier verhängnisvoll ausgewirkt haben. Nicht nur ein früherer Tod, sondern auch ein früheres Aussetzen des Wachstums, was auch auf ungünstige ökologische Verhältnisse zurückgeführt werden müsste, könnte für diese Grössenverteilung verantwortlich gemacht werden. Immerhin würde dann die Potenz zum Weiterwachsen erhalten bleiben, da alle Tiere – es sind deren über 200 –, die in die Zucht aufgenommen wurden, eine Grösse von 4 mm und mehr erreicht haben. Eine weitere Möglichkeit könnte noch darin bestehen,

dass adulte Tiere aus dem Biotop auswandern und sich in Erdschichten aufhalten, in denen ich sie nicht gesucht habe.

Die Tabellen bestätigen die Behauptung CALANDRUCCIOS, dass die Weibchen an Zahl die Männchen übertreffen. Von 520 im Jahre 1954 gesammelten Adulttieren sind:

224 = 43% Männchen und

296 = 57% Weibchen.

Dies gilt auch für *C. lubbockii* und *C. remyi*, deren Zahlen allerdings nicht gesichert sind. Da aber der Unterschied auffallend gross ist, dürfte er nicht rein zufällig sein.

C. lubbockii

70 Adulttiere

Männchen: 18 = 26%

Weibchen: 52 = 74%

C. remyi

120 Adulttiere

Männchen: 34 = 28%

Weibchen: 86 = 72%

Dadurch, dass die Begattung durch eine indirekte Spermatophorenübertragung zustande kommt, bei der die Männchen mehrere Spermatophoren absetzen, können theoretisch alle Weibchen in die Fortpflanzung einbezogen werden.

Es bleibt noch das Verhältnis Adulttiere zu Larven zu untersuchen. Den Tabellen 21 und 22 liegt wiederum die Tabelle 19

Tabelle 21. Die Verteilung von Männchen, Weibchen und Larven.

(*C. silvestrii posterior*)

	♂	♀	Larven	Total
1953				
VII	14	26	34	74
VIII	—	—	—	—
IX	10	17	47	74
X	15	8	80	103
XI	7	14	84	105
XII	5	10	44	59
1954				
III	16	27	31	74
IV	18	27	12	57
V	51	61	53	165
VI	40	52	67	159
VII	36	48	29	113
VIII	14	28	25	67
IX	14	18	86	118
X	6	10	35	51
XI	19	18	67	104
XII	10	7	33	50
Total	275	371	726	1373

Tabelle 22. Verteilung in Prozent

	♂	♀	Larven
1953			
VII	19	35	46
VIII	—	—	—
IX	14	22	64
X	15	8	77
XI	7	13	80
XII	8	17	75
1954			
III	22	36	42
IV	32	47	21
V	31	37	32
VI	25	33	42
VII	32	42	26
VIII	21	42	37
IX	12	15	73
X	12	20	68
XI	18	17	65
XII	20	14	66
Total	20	27	53

von *C. silvestrii posterior* zugrunde. Da nicht in jedem Monat gleichviel Tiere gesammelt wurden, mussten die absoluten Zahlen in Prozente umgerechnet werden, um eine Vergleichsbasis zu schaffen. In Abbildung 30 wurde versucht, das Verhältnis

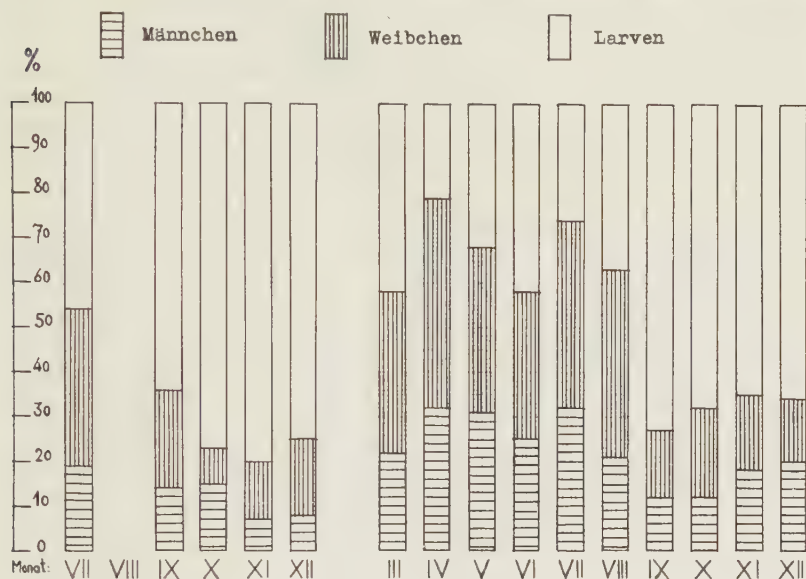


Abb. 30. Die Veränderung des Verhältnisses von Männchen, Weibchen und Larven im Laufe eines Jahres.

Adulttiere zu Larven einerseits und das Verhältnis Männchen zu Weibchen andererseits graphisch darzustellen. Das letztere ist in den Frühlings- und Sommermonaten nur kleineren Schwankungen unterworfen. Im Herbst 1954 findet eine langsame Verschiebung zugunsten der Männchen statt, die im Herbst 1953 weniger deutlich zustande kam, da nur im Oktober eine Verschiebung auftritt. Nur ein Überblick über mehrere Jahre könnte Aufschluss geben, wie weit es sich hier um einen Zufall handelt. Die Tabellen 21 und 22 zeigen deutlich, dass im Laufe eines Jahres zwei Perioden unterschieden werden können. Im Frühling und in der ersten Hälfte des Sommers überwiegen die Adulttiere, im Herbst und im Winter hingegen die Larven. Obwohl *Campodea*, die kalte Jahreszeit ausgenommen, das ganze Jahr hindurch fortpflanzungsfähig ist und Eier ablegt, scheint doch die Hauptvermehrung in den Spätsommer und Herbst zu fallen. Die Junglarven wachsen während des Winters

nur langsam mit wenigen Häutungen bzw. langen Häutungsintervallen und erreichen erst im Frühling bis Frühsommer die Geschlechtsreife. Da im Frühjahr nur wenig Eier abgelegt werden, was vor allem für die zweijährigen Tiere in Frage kommen dürfte, überwiegen in dieser Jahreszeit die Adulttiere. Es dürfte vor allem den Witterungseinflüssen zuzuschreiben sein, dass es in der Kurve im Jahre 1954 zu keiner deutlichen Spitze gekommen ist, wie das im Herbst 1953 der Fall war. Nach milden Wintern oder gleichmässig warmen Frühjahren könnte die Kreuzung der Larven- und Adulttierkurven bereits im Hochsommer stattfinden.

Untersucht man das Material der anderen beiden Arten in gleicher Weise, so kann man an Hand von Tabelle 23 feststellen,

Tabelle 23. Verhältnis Adulttiere zu Larven im Laufe eines Jahres (Prozent)

1954	<i>C. silvestrii posterior</i>		<i>C. lubbockii</i>		<i>C. remyi</i>	
	adult	Larven	adult	Larven	adult	Larven
III	58	42	—	—	—	—
IV	79	21	—	—	—	—
V	68	32	100	0	79	21
VI	58	42	75	25	100	0
VII	74	26	50	50	100	0
VIII	63	37	27	73	80	20
IX	27	73	20	80	50	50
X	32	68	14	86	30	70
XI	35	65	—	—	38	62
XII	34	66	—	—	—	—

dass diese sich ähnlich verhalten, indem auch bei ihnen in der ersten Hälfte des Jahres die Adulttiere überwiegen und in der zweiten die Larven. Ob allerdings die Kreuzung der Kurven auf den gleichen Monat fällt, wie es in der Tabelle angegeben ist, ist auf Grund der wenigen untersuchten Tiere ziemlich unsicher.

Das Legen von Eiern in einer Periode vom April bis November und die Lebensdauer einzelner Tiere von zwei Jahren bringt es mit sich, dass keine isolierten Generationen zustande kommen. Vielmehr sind im Sommer und Herbst alle Grössen- und Altersstufen vertreten. Eine Vermischung junger geschlechtsreifer Tiere mit Adulttieren der älteren Generation ist daher durchaus möglich, besonders auch deshalb, weil Männchen und Weibchen

mehrmals zur Fortpflanzung kommen können. Andere Resultate erhielt DELANY (1954) bei *Dilta littoralis* (*Machilidae*), deren Lebenszyklus er folgendermassen beschreibt: «That it takes two years to complete and that each generation only breeds once, and then over a limited period, exhibits the coexistence of two genetically isolated populations.»

BIOLOGISCHE UND ÖKOLOGISCHE BEMERKUNGEN

Der Biotop

Campodea bevorzugt im allgemeinen Orte, an denen die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt ist. In Frage kommen deshalb Walderde, unter Steinen auf feuchtem Boden, in faulenden Baumstrünken, in und unter der Laubspreu in Wäldern oder Gärten und in Höhlen. Es ist eine seltene Ausnahme, dass sich eine *Campodea* frei auf der Erdoberfläche herumtreibt. Obwohl sie sich oft nach Regen in den obersten Erd- und Laubschichten aufhalten, verlassen sie dieselben in der Regel nicht, auch wenn die Luft einen sehr hohen Wassergehalt aufweist. HUSSON (1946) konnte in einer alten Mine beobachten, dass sich dort Campodeen frei an den feuchten Wänden herumtummelten und nicht unter Steine zurückgezogen lebten. Vielleicht spielt das Licht neben der Feuchtigkeit bei «oberirdischen» Tieren auch eine gewisse Rolle, da das Chitin ausserordentlich dünn ist und die Haut keine Pigmente aufweist.

Es sei hier kurz auf die Biotope der bearbeiteten Arten hingewiesen. *C. lubbockii* wird nach Literaturangaben vor allem in der Nähe von Siedlungen gefunden, was mit meinen Beobachtungen nicht in Widerspruch steht. Ich fand diese Art meist in Gehölzen an Flussläufen (Rhein, Birs, Wiese). Die beiden Arten *C. fragilis* und *C. plusiochaeta* stammen von relativ xerothermen Orten, an welchen die Bodenbeschaffenheit eine vertikale Wanderung der Tiere zulässt (Strassenränder, Wiesenborte, unbennützter Steinbruch mit Südexposition). Die Arten *C. silvestrii* und *C. remyi* leben im Wald, und zwar ist es in diesem Fall Buchenwald. Letztere bevorzugte die Laubspreu und verzog sich nur bei Trockenheit unter Steine. *C. silvestrii posterior* war nur in Steinhaufen anzutreffen. Diese Haufen bestanden aus Kalkbrocken bis zu 5 kg Gewicht. Darüber befand sich eine dünne Humusschicht, auf der Efeu, Waldmeister und Taubnesseln gediehen. Der Humus wurde durch den Regen teilweise in das Innere des Steinhaufens verfrachtet, so dass jeder Stein auf seiner Oberseite einen dünnen, 1–5 cm dicken Humusbelag besass.

Wurzeln und Regenwürmer lockerten den Humus dauernd auf. So entstand ein idealer Biotop für *Campodea*. Das Fangen der Tiere wurde dadurch erleichtert, dass es möglich war, die Steine sorgfältig aus dem Haufen zu lösen. Der Humusbelag konnte dann systematisch auf Campodeen abgesucht werden. Diese Steinhaufen waren auch geeignet, um die vertikale Wanderung der Tiere im Boden beobachten zu können. Obwohl wegen der grossen Lufträume zwischen den Steinen, die untereinander oft in Verbindung standen, keine grossen Temperaturunterschiede zustande kamen, bewohnten die Tiere in der kalten Jahreszeit, besonders wenn die obersten Schichten gefroren waren, die untersten Etagen. So waren oft während des Winters Tiere bis zu 70 cm unter dem Boden zu finden. Während sich die Tiere im Sommer mit Vorliebe zwischen Humusbelag und Stein aufhielten, zogen sie sich während der kalten Jahreszeit mehr in den Humus selbst zurück. Die Tatsache, dass am gleichen Fundort im Sommer bis zu 60 Tiere in der Stunde gefangen werden konnten und im Winter oft nur 8 bis 10 bei gleicher Sammelmethode, deutet darauf hin, dass die Tiere noch andere Schlupfwinkel aufsuchen, die ich allerdings nicht ausfindig machen konnte. Die gleiche Wanderung in die Tiefe zeigt sich auch bei Trockenheit oder sehr grosser Feuchtigkeit nach langen Regenperioden. Ganz junge Tiere wurden zum grössten Teil in den obersten Schichten gefunden, so dass man annehmen kann, dass die Eiablage relativ weit oben stattfindet. In leeren Schalen der Buchnüsse wurden wiederholt bereits geschlüpfte Gelege gefunden. Grosse bzw. alte Tiere halten sich auch im Sommer gerne ziemlich weit unter der Erdoberfläche auf. Im Winter, bei Temperaturen um 0° C, werden die Campodeen sehr «lahm», im Gegensatz zu vielen Collembolen, und nehmen oft eine charakteristische Stellung ein, indem sie den Kopf und den Vorderkörper seitwärts weit zurückbiegen, so dass der Kopf neben die letzten Segmente des Abdomens zu liegen kommt, wie es ähnlich auch bei *Lithobius* beobachtet werden kann.

In der Literatur wird verschiedentlich erwähnt, dass *Campodea* in kleineren Gesellschaften angetroffen werden kann, besonders während der Zeit der intensivsten Fortpflanzung (BAGNALL, WYGODZINSKY). Genauere Untersuchungen an den Fundorten bei Münchenstein und auf dem Wartenberg haben ergeben, dass nicht allein die Fortpflanzung diese Ansammlungen fördert, sondern auch das Mikroklima und die Nahrung dafür verantwortlich gemacht werden können. Es hat sich nämlich gezeigt, dass sich solche Gesellschaften aus lauter Männchen oder nur

aus Weibchen zusammensetzen können, dass Vertreter verschiedener Arten daran beteiligt sind oder noch unreife Larven den grössten Anteil ausmachen.

Der Einfluss des Lichtes

MARTEN (1940) bestreitet auf Grund einiger Versuche, dass *Campodea* als lichtscheu betrachtet werden darf. Wenn auch kaum bestritten werden kann, dass der positive Geotropismus, wie er beim Fang der Tiere nach Hochheben eines Steines beobachtet werden kann, durch das Licht hervorgerufen wird, sondern vor allem durch die dabei entstehenden Luftströmungen, so sind doch nach einigen Beobachtungen meinerseits Anzeichen vorhanden, dass *Campodea* das Licht meidet. Sonnenlicht muss wegen der Pigmentlosigkeit der Haut als schädlich betrachtet werden. Obwohl sich die Tiere in einer mit Erde versehenen Schale auch bei Tageslicht oft an der Oberfläche aufhalten, sich dort putzen, Nahrung aufnehmen oder gar häuten, scheint es doch, dass *Campodea* auf einen Lichtreiz reagiert. Bei Durchführung ähnlicher Versuche gelangten MARTEN und ich zu verschiedenen Resultaten. Wird bei völliger Dunkelheit ein helles Licht aufgeblendet, unter Vermeidung der dabei entstehenden Wärmestrahlen, so reagieren die Tiere bei MARTEN überhaupt nicht, während bei den meinigen eine deutliche Reaktion zu erkennen ist. Die Tiere beginnen mit den Antennen zu spielen, um sich nachher in Bewegung zu setzen, wenn dies auch nicht fluchtartig geschieht. Es reagierten auch bei meinen Versuchen nie alle Tiere. Vergrössert man aber die Lichtintensität durch eine zweite Lampe, so reagieren einige mehr. Nur ganz wenige Tiere zeigen überhaupt keine Reaktion. Ein weiterer Versuch zeigte, dass *Campodea* gegen Licht unempfindlich werden kann. Hält man einige Tiere während längerer Zeit am Tageslicht, ohne sie dabei von der Sonne bescheinen zu lassen, so reagieren sie im obenerwähnten Versuch in viel geringerem Masse, oder überhaupt nicht mehr. Falls MARTEN seine Tiere vor dem Versuch dem Tageslicht ausgesetzt haben sollte, so wäre dies wohl die Ursache der verschiedenen Resultate, da alle Tiere meiner Zucht im Dunkeln gehalten wurden.

ZUSAMMENFASSUNG

Von den in der Umgebung von Basel gefangenen *Campodea* gelang die Aufzucht bei den Arten *C. silvestrii* var. *posterior*, *C. rhopalota*, *C. remyi* und *C. lubbockii*.

Die Begattung erfolgt durch indirekte Spermatophorenübertragung.

Die Gelege bestehen aus 1–10 Eiern und mehr.

Die Dauer der embryonalen Entwicklung beträgt bei den oben genannten Arten bei 18–20° C zirka 19 Tage.

Campodea verlässt das Ei in einer embryonalen Hülle und häutet sich unmittelbar nach dem Schlüpfen. Diese Haut besitzt typische, von den späteren Haaren verschiedene Borsten.

Die Grösse der Larva neonata beträgt für die obengenannten Arten 1,3–1,4 mm.

Das Wachstum ist am stärksten in der larvalen Periode und hört mit dem Erreichen der Geschlechtsreife nicht auf.

Während der Entwicklung vermehren sich die Haare.

Die Zahl der Makrochaeten bleibt, abgesehen vom zehnten Abdominalsegment, konstant.

Das erste Stadium ausgenommen, weisen die verschiedenen Entwicklungsstadien keine charakteristischen Merkmale auf. Vielmehr ist die Entwicklung punkto Grösse und Behaarung eine rein individuelle.

Campodea häutet sich während des ganzen Lebens. Die Länge der Häutungsintervalle ist in erster Linie abhängig von der Temperatur und vom Alter. Sie variiert von Art zu Art.

Die Geschlechtsreife tritt nach der 8. bis 11. Häutung ein.

Die am längsten in der Zucht gehaltenen Tiere erreichten ein Alter von zirka 900 Tagen. Die höchste bis jetzt gemessene Häutungszahl beträgt 31.

Im Laufe ihres Lebens kann *Campodea* wiederholt zur Fortpflanzung schreiten, ohne dass dabei eine bestimmte Periodizität zustande kommt.

Die grösste Gelegezahl pro Weibchen war acht.

Eiablagen finden während der ganzen wärmeren Jahreszeit statt, jedoch fällt die Hauptvermehrung in den Hochsommer und Herbst.

In der Zucht konnte kein Fall von Parthenogenese nachgewiesen werden.

Campodea verhält sich in bezug auf die Entwicklung ähnlich wie die übrigen Apterygota.

Literaturverzeichnis

- BAGNALL, R. S. (1918): *Records and descriptions of some British Campodeidae*. Ent. Month. Mag. 54, 109–113.
- BERLESE, A. (1925): *Gli insetti*. Milano.
- BRAUER, FR. (1869): *Betrachtung über die Verwandlung der Insekten im Sinne der Descendenz-Theorie*. Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien 19, 299–318.
- BROCHER, F. (1913): *L'Aquarium de Chambre*. Lausanne.
- CALANDRUCCIO, S. (1898): *Sulla Biologia di Japyx solifugus Hal. e Campodea staphylinus Westw.* Bull. Soc. Ent. Ital. 30, 62–67.
- CHOPARD, L. (1949): *Ordres des Odonates, Blattodea, Mantodea, Orthoptera*. Traité de Zoologie 9.
- CONDÉ, B. (1946): *A propos du développement des Campodeidae*. Bull. Soc. Ent. France 51, 69–71.
- (1953): *Campodéidés endogés d'Afrique septentrionale*. Bull. Soc. Zool. France 78, 358–377.
- DELANY, M. J. (1954): *Studies of the Life-History and Ecology of Dilta littoralis Wom.* (Thysanura, Machilidae). Trans. Royal Ent. Soc. London 105, 31–63.
- DENIS, J. R. (1930): *Sur la Faune Française des Apterygotes*. XI^e note: Diploures. Bull. Soc. Zool. France 55, 19–41.
- (1932): *Campodés pyrénéens récoltés par H. Gadeau de Kerville*. Livre de Centenaire. Soc. Ent. France, 597–614.
- (1949): *Aptérygotes, Ordre des Diploures*. Traité Zool. 9, 161–185.
- ESCHERICH, K. (1903): *Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren*. Zool. Anz. 26, 345 bis 366.
- (1906): Zool. Anz. 30, 737–749.
- FOLSOM, J. W. (1920): *The Life Cycle in Insects: Apterygota*. Ann. Ent. Soc. Amer. 13, nr. 2, 133–137.
- GEIGY, R., & PORTMANN, A. (1941): *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge*. Naturwissenschaften 29, 734–743.
- GRASSI, B. (1889): *Les ancêtres des myriapodes et des insectes*. Arch. ital. Biol. Turin: 1^{re} suite: *Anatomie comparée des Thysanoures*, 291–337.
2^{me} suite: 389–417.
- GYGER, H. P. (1954): *Beobachtungen zur Eiablage und Entwicklung von Japyx*. Mitt. Schweiz. ent. Ges. 27, 163–166.
- HANDLIRSCH, A. (1908): *Die fossilen Insekten*. Leipzig.
- HANDSCHIN, E. (1940): *Diplura*, in Schulze: *Biologie der Tiere Deutschlands*. Lfg. 41, Teil 26.
- (1952): *Die Bedeutung der postembryonalen Entwicklung für die Protomorpha* (Collembolen). Trans. Ninth. Int. Congr. Ent. 1, 235–240.
- HUSSON, H. (1946): *Sur quelques récoltes de Diploures Campodéidés*. Rev. Franç. Ent. Paris 13, 90–92.
- IMMS, A. D. (1951): *A General Textbook of Entomology*, London.
- JOHANNSEN, O. A., & BUTT, F. H. (1941): *Embryology of Insects and Myriapods*. New York.
- LINDENMANN, W. (1950): *Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung schweizerischer Orchesellen*. Rev. Suisse Zool. 57, 353–428.
- LUBBOCK, J. (1873): *Monograph of the Collembola and Thysanura*. London.
- (1876): *Ursprung und Metamorphose der Insekten*. Jena.
- KORSCHULT, E. (1890): *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere*. Jena.
- MARTEN, W. (1940): *Zur Kenntnis von Campodea*. Ztschr. für Morph. und Ökologie der Tiere 36, 41–59.

- NASSANOV, N. V. (1887): *Anatomie von Lepisma, Campodea und Podura* (russisch). Trav. lab. Musée Zool. Univ. Moscou, Bd. III, 15-85.
- OUDEMANS, J. T. (1887): *Beiträge zur Kenntnis der Thysanura und Collembola*. Amsterdam. Acad. Proefschrift.
- PAGÉS, J. (1951): *Contribution à la connaissance des Diploures*. Suppl. Bull. Sci. de Bourgogne, No. 9.
- PRZIBRAM, H., & WEBER, J. (1907): *Regenerationsversuche allgemeiner Bedeutung bei Borstenschwänzen (Lepismatidae)*. Arch. Entw.mech. der Organismen (Roux Archiv) 23, 615-631.
- SCHALLER, F. (1954): *Indirekte Spermatophorenübertragung bei Campodea (Apterygota, Diplura)*. Naturwissenschaften 41, 406/07.
- (1954): *Die indirekte Spermatophoren-Übertragung und ihre Probleme*. Forschung und Fortschritte 28, 321-326.
- SILVESTRI, F. (1912): *Contribuzione alla conoscenza dei Campodeidae (Thysanura) d'Europa*. Bull. Lab. Zool. Agrar. Portici 6, 110-147.
- SULC, K. (1926): *Das Tracheensystem von Lepisma und die Phylogenie der Pterygonea*. Acta Soc. Natur. Moraviae 3, 320-344.
- SWEETMAN, H. L., & WHITTEMORE, F. W. (1937): *The Number of Molts of the Fire Brat (Lepismatidae, Thysanura)*. Bull. Brooklyn Ent. Soc. 32, 117-120.
- SWEETMAN, H. L. (1952): *The Number of instars among the Thysanura as influenced by environment*. Trans. Ninth. Int. Congr. Ent. 1, 411-415.
- TILLYARD, R. J. (1917): *The Biology of Dragonflies*. Cambridge.
- UZEL, HEINR. (1897): *Vorläufige Mitteilungen über die Entwicklung der Thysanuren*. Zool. Anz., 125-129.
- (1898): *Studien über die Entwicklung der Apterygoten Insekten*, Berlin.
- VACHON, M. (1947): *Contribution à l'étude du développement postembryonnaire de Pachylodus ligulatus VOGES*. Ann. sci. zool. (11) 9, 109-121.
- VERHOEFF, K. W. (1910): *Über Felsenspringer, Machiloidea* (3. Aufsatz). Zool. Anz. 36, 385-399.
- (1910): *Über Felsenspringer, Machiloidea* (4. Aufsatz). Systematik und Orthomorphose. Zool. Anz. 36, 425-438.
- (1911): *Über Felsenspringer, Machiloidea* (5. Aufsatz). Die schuppenlosen Entwicklungsstufen und die Orthomorphose. Zool. Anz. 38, 254-263.
- WILLEM, V. (1899): *Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures*. Mém. Cour. Mém. sav. Etr. A. Belgique 53.
- (1901): *L'influence de la lumière sur la pigmentation de Isotoma tenebricola*. Ann. Soc. Ent. Belge 45, 193.
- WOMERSLEY, H. (1928): *Notes on the Antennal Sensory Organs of Campodea*. Ent. month. Mag. 64, 65.
- WYGODZINSKY, P. (1941): *Beiträge zur Kenntnis der Dipluren und Thysanuren der Schweiz*. Denkschr. schweiz. Naturf. Ges. Basel.

Manuskript eingegangen am 19. Juli 1956

Curriculum vitae

Am 11. September 1929 wurde ich, Marcus von Orelli, als Sohn des Pfarrers Max von Orelli von Basel und der Hanna, geborene Locher, in Basel geboren. Nach acht Jahren Mittelschule, von denen ich zwei Jahre in der Freien Schule und sechs im Athenaeum verbrachte, bestand ich im Frühjahr 1948 die Eidgenössische Maturität in Bern und begann mit dem Studium an der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel mit Zoologie im Hauptfach. Nach bestandenen Nebenfachexamen in Chemie, Botanik und Bakteriologie-Hygiene leistete ich anderthalb Jahre Militärdienst und begann im Jahre 1953 mit der Dissertation bei Herrn Prof. E. Handschin.

Im Laufe meines Studiums besuchte ich Vorlesungen und Kurse bei den Herren Professoren E. Handschin, A. Portmann, R. Geigy, M. Geiger-Huber, H. Erlenmeyer, T. Reichstein, J. Tomcsik, P. Huber, L. Vonderschmitt, M. Reichel, F. Speiser, O. Schüepp, H. Hediger, H. Mislin, H. Nüesch, M. Lüscher, H. Annaheim.

